Centre de Recherches en Biologie Forestière
Bokrijk-Genk

ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LE ROLE DES ANIMAUX DANS LA DECOMPOSITION DES LITIERES DE FORETS

par

L. NEF,

Lic. Sc. Zool.

Recherches subsidiées par l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.)

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Depuis quelque temps, une orientation nouvelle s'est fait jour dans les recherches sur la décomposition des matières organiques dans le sol.

Les premières hypothèses émises à ce sujet attribuaient aux facteurs physico-chimiques la décomposition des débris végétaux : c'était le micro-climat régnant dans le sol qui, par le jeu d'oxydations, d'hydrolyses, etc., provoquait l'humification et la minéralisation. Cette idée remonte, semble-t-il, à WALLERIUS, en 1761. Elle se précisa et se répandit à partir du début du XIXe siècle, grâce à de SAUSSURE (1804), LIEBIG (1840), et bien d'autres; cette conception se rencontre encore au début du XXe siècle : ÖDEN (1919), MAILLARD (1917), et même plus récemment : ZOLCINSKI (1930) ; mais un tel cas est tout à fait exceptionnel.

Ce courant d'idées fut ensuite bouleversé par les vues introduites par les microbiologistes : ces phénomènes seraient dus, non à des facteurs abiotiques, mais à des agents vivants, les microorganismes; ce sont les levures, les bactéries, les champignons, etc., qui attaquent et dégradent les feuilles et branches que le sol reçoit des végétaux. Ce fut vers la fin du XIXe siècle que quelques novateurs parlèrent des microorganismes comme agents humifiants : KOSTYTCHEV (1886), HOPPE-SEYLER (1889), etc. Vers 1920, cette idée est largement répandue, et, en 1927, WAKSMAN propose une théorie d'après laquelle l'humification est réalisée exclusivement par les microbes.

Enfin apparaît une orientation plus récente encore qui considère que les animaux du sol, eux aussi, interviennent dans ces processus, et même beaucoup. Sans doute, y a-t-il déjà longtemps

que l'on connaît leur existence et leurs capacités : l'histoire de la pédozoologie remonte au moins à DARWIN (1840, 1881), et MÜLLER (1879, 1884). Mais les pédologues les oublièrent, tout comme les généticiens ont oublié Mendel durant 35 ans. Vers 1930, quelques zoologistes s'intéressèrent à nouveau aux habitants du sol : de cette période proviennent entre autres les travaux de BORNEBUSCH, FORSSLUND, TRÄGÅRDH, AGRELL, JACOT, BAWEJA, GLASGOW, etc.

A partir de 1940 environ, les travaux sur la faune du sol deviennent plus nombreux, et, vers 1950, on peut voir apparaître une orientation un peu différente (que l'on trouvait déjà d'ailleurs dans l'excellent travail de BORNEBUSCH) ; l'intérêt se porte de plus en plus sur le rôle de la faune, et l'on cherche à accumuler les données dans ce sens ; les problèmes quantitatifs et la physiologie (au sens large) sont aujourd'hui plus étudiés que la systématique et même que l'autécologie.

Actuellement, un dernier pas est en voie d'achèvement. Les recherches auxquelles nous venons de faire allusion provenaient des zoologistes ; mais dans le monde de la science du sol (et à fortiori chez ceux que le sol intéresse à un point de vue pratique) elles étaient restées quasi inconnues ; tout au plus les considérait-on comme de belles recherches théoriques mais dépourvues de toute possibilité d'application. Un indice éloquent de cette situation est que, dans les manuels consacrés au sol, on ne trouvait que quelques lignes, au plus quelques paragraphes, sur les animaux, tandis que les microorganismes occupaient des pages ou des chapitres (par exemple WAKSMAN, 1938 ; WILDE, 1946 ; DEMOLON, 1948, etc.). Cette position est maintenant presque complètement renversée, et l'on voit des spécialistes de plus en plus nombreux et divers reconnaître l'importance de la faune et souligner que, jusqu'à présent, son rôle a été sous-estimé largement. Cette opinion se rencontre chez FRANZ, HARTMANN, KUBIENA, WITTICH, etc., pour ne pas citer de zoologistes ; c'est encore dans la ligne de cette évolution que se situe la création, par la Société Internationale de la Science du Sol, d'un groupe de travail pour la zoologie du sol (VI[e] Congrès, Paris, 1956).

Aujourd'hui donc, les idées les plus évoluées peuvent se résumer ainsi : à côté des facteurs physico-chimiques dont l'importance est assez discutée, les facteurs biologiques, microorganismes et animaux, interviennent tous deux pour une part importante.

Nous nous proposons ici de rassembler une partie des données que la littérature nous offre sur le rôle de la faune dans le sol. Nous nous limiterons spécialement au cas des sols forestiers, sur lesquels des renseignements assez nombreux peuvent être recueillis, et qui sont l'objet d'études entreprises au Centre de Recherches de Bokrijk, depuis plusieurs années déjà.

Le seul fait que la faune intervienne efficacement dans la décomposition des litières justifie amplement son étude : on en jugera plus loin par les données déjà accumulées à ce sujet. Il est permis d'entrevoir pour un avenir proche l'application dans la pratique des résultats obtenus. Avant de passer à cet exposé, il nous semble encore nécessaire de souligner que l'étude de la faune peut prendre une autre direction que l'étude de son rôle, et ainsi présenter une autre utilité. Comme l'ont fait remarquer divers auteurs, la composition de la faune est déterminée en grande partie par les conditions de son milieu, et elle est donc un reflet de celui-ci. En conséquence, elle peut être utilisée pour caractériser le sol, et il a été observé par exemple que son importance quantitative est, dans certaines conditions, en corrélation avec la qualité agricole du sol (FRANZ, 1950) ; que la présence de certaines espèces ne s'observe que lorsque sont présents certains facteurs parfois indiscernables par les analyses habituelles (GISIN, 1956) ; ou encore, que l'étude des animaux peut permettre de diagnostiquer un sol dans des cas où la pédologie s'est avérée impuissante à choisir entre diverses alternatives (GHILAROV, 1956). Ce dernier auteur affirme en outre que les modifications de la faune détectent celles du régime du sol dès la période initiale, à un moment où ces modifications sont encore indécelables par les mesures instrumentales courantes.

De ces quelques exemples il ressort que l'étude des animaux du sol peut permettre de déceler des caractéristiques de leur milieu parfois bien plus aisément que par les méthodes physiques ou chimiques actuelles. Il sera possible de déterminer la qualité ou l'évolution future d'un sol, lorsque seront connues les exigences de certaines espèces caractéristiques ou même, simplement, telles ou telles conditions favorables ou défavorables avec lesquelles elles sont en corrélation.

Cette question de la qualification du sol par ses habitants forme une des deux voies principales des recherches concernant la pédo-

faune. L'autre voie, dirigée vers l'explication du rôle de la faune, sera désormais la seule dont nous nous occuperons dans les présentes notes. L'intérêt pratique de cette seconde voie réside dans le fait que les animaux contribuent largement à la formation du sol organique et qu'ils sont donc, avec les microorganismes, la source d'éléments et de conditions indispensables à la croissance des végétaux supérieurs.

Nous rassemblerons d'abord, pour chacun des groupes, les données sur le nombre d'individus présents dans le sol et sur leur activité quantitative. Ensuite, nous essayerons de montrer quel est le rôle de l'ensemble de la faune dans le sol, et en particulier dans la transformation des débris végétaux.

I. ESTIMATIONS QUANTITATIVES DE LA FAUNE DU SOL

Il y a une abondante littérature sur les numérations des divers groupes d'animaux vivant dans le sol, et cependant il sera particulièrement difficile de tirer de ces données des indications moyennes pour les populations des forêts et nous devrons nous contenter d'approximations grossières. Les raisons de cet état de choses sont multiples.

Tout d'abord, les méthodes employées sont loin d'être parfaites; nous n'en voulons signaler qu'un exemple : TRÄGÅRDH et FORSSLUND (1932) ont estimé que, à cause des imperfections de ses méthodes d'extraction, BORNEBUSCH (1930) n'a obtenu qu'environ 10 % des acariens et 2 % des collemboles présents dans ses échantillons. Le comptage direct n'est employé que pour quelques groupes; les autres sont dénombrés par des méthodes de dilution (protozoaires) ou d'extraction (surtout les arthropodes); plusieurs procédés peuvent être employés pour de nombreux groupes, chaque chercheur ayant bien souvent sa variante personnelle de l'une ou l'autre méthode. Aussi est-il fort difficile de se faire une idée assez exacte du nombre réellement présent dans le milieu considéré par chacun.

Ensuite, poursuivant la recherche d'une estimation totale, nous devrons juxtaposer des chiffres se rapportant à tous les groupes. Nous rencontrons ici une seconde source de difficultés. Il est tout

d'abord bien évident que, par exemple, la population de lombrics d'une chênaie est toute différente de celle d'une pineraie ; ou encore qu'une jeune pineraie a un population très différente d'une pineraie âgée. D'un bois à l'autre, les faunes présentent de grandes diversités à tous points de vue. De plus, pour un type donné de bois, on observe des différences sensibles d'après sa situation géographique ou la composition du sol. Dès lors, on comprendra aisément que c'est avec énormément de circonspection que l'on devra considérer le résultat auquel nous aboutirons en plaçant côte à côte des numérations de rotifères obtenues en Autriche par Donner, des numérations d'acariens provenant de Van der Drift en Hollande, des numérations de lombrics du Danemark par Bornebusch, etc.

Enfin, dernière source d'erreurs, les variations saisonnières et même annuelles sont telles que nous devrions pouvoir nous baser uniquement sur des moyennes provenant de nombreux échantillonnages. Or, ce n'est que dans ces toutes dernières années que les chercheurs ont commencé à étudier l'évolution de milieux à l'aide d'échantillonnages prélevés à des intervalles de temps assez rapprochés. Nous devrons nous contenter parfois de chiffres aussi imprécis que, par exemple, les minima et maxima, voire même d'une seule et unique donnée.

Il ressort de ce qui précède que les chiffres que nous citerons ci-dessous sont des approximations fort larges, et qu'il y a encore beaucoup à faire pour améliorer l'état de nos connaissances sur ce point pourtant fondamental. Il est certainement souhaitable que des chercheurs entreprennent des numérations de tous les animaux présents dans tel ou tel sol ; à notre connaissance, le seul qui ait des données assez complètes dans ce sens est H. Franz qui a pu recevoir l'aide de nombreux collaborateurs.

Protozoaires

Les indications concernant les protozoaires sont très éparses et assez rares. Varga (1933) a publié des données nombreuses sur plusieurs bois de Picea excelsa (espèce dominante) où il a échantillonné chaque mois durant plus d'une année. Les moyennes obtenues à partir de ses chiffres varient entre 3.300 et 6.300 par gr. Un sol de bois de Carpinus betulus avait une moyenne de 4.500

protozaires par gr. Au cours de ses recherches, le maximum qu'il ait obtenu est de 25.000.

VOLZ (1934) a trouvé des maxima de 20.000 thécamibes par cm^3 dans une chênaie à charme, et de 7.200 dans un bois de Pinus sylvestris. De son côté, STÖCKLI (1950) parle de 2.500 thécamibes par cm^3 de sol forestier à humus brut.

Dans un travail plus récent (1951), VOLZ analyse en détail les différentes couches de litière de sol dans trois bois. Il indique des densités très différentes d'après les couches, allant d'environ 100 à 1.000 thécamibes par gr. Pour l'ensemble des couches, il a dénombré environ 8.000.000 d'individus par m^2 (observations portant sur une seule date, dans une chênaie mélangée et une hêtraie; pour l'ensemble de l'année, la moyenne oscillerait autour de 10.000.000).

Si l'on se rappelle que, à côté des thécamibes, le sol contient d'autres amibes, des ciliates, et surtout de nombreux flagellates, on peut estimer que les données de VARGA et de VOLZ (1951) sont du même ordre de grandeur, mais les autres chiffres sont sensiblement plus élevés. Peut-être le nombre total des protozaires serait-il de plusieurs milliers (voire quelques dizaines de mille) par gramme, dans les couches les plus peuplées.

Des estimations du poids de ces protozoaires ont été faites. Pour certains sols non forestiers, RUSSEL (1923) donne 29 à 57 gr/m^2, et STÖCKLI (1950) : 37,9 gr. Mais ces sols semblent avoir une population beaucoup plus dense que les sols de forêts, pour lesquels VOLZ (1951) parle de 0,58 à 0,87 gr de thécamibes par m^2 dans deux bois différents. Le poids total des protozoaires pourrait donc être de l'ordre de quelques grammes par m^2.

On aura constaté qu'il existe de fort grandes divergences entre les chiffres avancés par les divers auteurs; il est donc des plus difficiles de se faire une idée de l'ordre de grandeur de la densité des protozoaires des sols forestiers. Il semble qu'on puisse estimer cette densité à très approximativement 100 millions par m^2 (il nous semblerait assez vraisemblable de croire que, d'après les conditions locales, les chiffres réels varient entre 10 et 1.000 millions), et le poids serait de plusieurs grammes pour la même surface et avec la même approximation. Celle-ci peut paraître énorme. Disons cependant que le groupe des protozoaires est certainement le moins bien connu parmi les groupes importants de la faune

du sol : on verra plus loin que les estimations sont bien meilleures pour les nématodes et les microarthropodes par exemple. Cet état de choses est dû en grande partie aux difficultés importantes que présente la numération des protozoaires, et aux erreurs inhérentes aux diverses méthodes employées.

Il reste cependant que ces animaux sont très nombreux. Quelle peut être leur action dans le sol? Les protozoaires se nourrissent de bactéries, d'algues, d'autres protozoaires, de rotifères, de nématodes, de tardigrades; les thécamibes ingéreraient aussi des particules de matière organique en décomposition. Ces données sont basées sur les observations de nombreux auteurs cités par BIRCH et CLARK (1953) et KÜHNELT (1950); voir aussi HORVATH (1950), WEBER et al. (1952). Leur nourriture essentielle, cependant, serait constituée par les bactéries : les protozoaires sont probablement les principaux bactériophages du sol. On a constaté que, grâce à celà, ils sont capables d'influencer les processus de la fixation de l'azote par certaines bactéries : ainsi, en leur présence, une culture d'Azotobacter fixe plus d'azote, azote qui est ensuite intégré dans les cellules des protozoaires (NASIR, 1923; WAKSMAN, 1930). D'après les diverses recherches, et surtout celles de CUTLER (CUTLER et al., 1923) les protozoaires seraient des plus efficaces dans la limitation des bactéries. D'après CUTLER et CRUMP (1935) l'amibe Naegleria gruberi a besoin d'environ 130.000 bactéries entre chaque division, lorsqu'elle est élevée en culture pure. On peut juger ainsi de l'action que les protozoaires sont susceptibles d'exercer dans les conditions naturelles. Notons encore que les bactéries ne sont pas toutes attaquées indifféremment, mais qu'au contraire les divers protozoaires ont des goûts assez « personnels » quant aux diverses espèces qu'ils peuvent trouver (SINGH, 1942).

Turbellariés — Gastrotriches — Nemertiens

Nous avons rassemblé ici trois groupes, malgré leur éloignement taxonomique, car pour tous les trois, l'état actuel des connaissances est fort semblable; on peut le résumer ainsi : ils existent dans le sol, mais les données quantitatives sont très rudimentaires pour le premier (turbellariés) et probablement nulles pour les deux autres. Seuls les turbellariés semblent être assez réguliers, et assez bien connus au point de vue systématique. Tous

ces animaux vivent dans l'eau du sol (tout comme les protozoaires, les rotifères et les nématodes) et seraient presque exclusivement des microprédateurs.

Rotifères

Le groupe des rotifères est très bien représenté dans le sol. Les données quantitatives sont suffisamment nombreuses et les plus exactes proviennent des comptages directs (les méthodes d'extraction automatique en milieu liquide fournissent des résultats un peu moins constants que dans le cas des nématodes : OVERGAARD, 1948 a).

A vrai dire, les rotifères ne sont pas des habitants du sol au sens restreint : on les rencontre en plus grand nombre dans les mousses (OVERGAARD, 1948 b) et dans la litière (VOLZ, 1951) que dans les couches sous-jacentes.

Voyons maintenant ce que l'on sait sur leur densité de population. Dans les sols de cultures, ils semblent plus nombreux que dans les sols forestiers : FRANZ (1950 a) estime, d'après ses numérations, qu'il doit y avoir environ 1 million d'individus par m², dans les 5 cm supérieurs dans les prairies et les terres arables. DONNER (1952) aussi souligne que ces animaux préfèrent les sols de prairies.

Pour les bois, nous avons plusieurs données. STÖCKLI (1950) parle de 670 individus par dm² dans l'humus brut (entre 4 et 14 cm), soit 67.000 par m². Dans le sol d'un bois de Picea excelsa avec sous-végétation, dans les Alpes autrichiennes, FRANZ (1950 a) a dénombré 65.000 individus au m² entre 2 et 6 cm sous la surface. Enfin, VOLZ (1951) a obtenu sous la litière 55.000 et 117.000 rotifères par m² dans une hêtraie et dans une chênaie mélangée : on voit que les quantités obtenues par ces différents auteurs coïncident bien pour le cas de l'humus brut ; la population est environ deux fois plus importante dans le mull de la chênaie étudiée par VOLZ. Ce même auteur a encore étudié la litière superficielle : pour les mêmes bois il a obtenu respectivement 150.000 et 550.000 individus environ. Au total, il y avait donc approximativement 200.000 rotifères par m² dans la hêtraie et 675.000 dans la chênaie. Etant donné l'accord entre les trois auteurs cités, ces chiffres nous semblent être une estimation assez fidèle du nombre de rotifères présents dans les sols forestiers.

Nous trouvons des données sur le poids des rotifères chez Volz (1954) qui l'estime, toujours pour les mêmes bois, à 0,1 et 0,3 gr/m².

On n'est pas encore bien fixé sur la nourriture des rotifères. Overgaard (1948 b) croit qu'ils mangent surtout des bactéries, et, secondairement, des algues ou des particules organiques diverses. D'après Kühnelt (1950) ces animaux subsisteraient aux dépens de protozoaires et de débris végétaux et animaux (qui constituent la base de la nourriture des espèces vivant dans l'eau douce : Dobers, 1915).

Il est utile de souligner qu'il ne s'agit que d'hypothèses, et que la nutrition des rotifères reste encore à étudier.

Nématodes

Les nématodes sont parmi les représentants les plus abondants de la faune dans le sol. Aussi n'est-il pas étonnant qu'ils aient fait l'objet d'études nombreuses et approfondies, dont la meilleure est certainement celle d'Overgaard (1949) qui en a étudié le nombre, la répartition, la biomasse, la nutrition, et même la respiration. Un autre raison de l'intérêt suscité par les nématodes est qu'il existe, parmi eux, un certain nombre d'espèces nuisibles aux végétaux.

Les nématologues sont d'accord pour considérer que ces animaux se rencontrent en nombre plus élevé dans les sols de prairies, où la matière minérale est très abondante, et la matière organique très suffisante ; les nombres décroissent lorsqu'on a affaire à des sols plus pauvres en matières organiques (par exemple les sols agricoles) ou au contraire trop riches (sols forestiers).

Quelle est la situation de ces derniers sols ? Sous une forêt caducifoliée, Stöckli (1952) a dénombré 6 millions de nématodes par m² ; dans une forêt mélangée il y en avait 4 millions, et, dans deux forêts de conifères, 6 millions et 4,4 millions (respectivement dans le centre de la Suisse et dans les pré-Alpes). De son côté, Franz (1950 a) obtient des chiffres similaires pour les forêts normales : 7,9 millions pour les 10 cm supérieurs d'une forêt de conifères ; dans une pessière, située à 1.600 m et pourvue d'une sous-végétation assez abondante, il en a trouvé un peu plus de 8 millions ; dans un autre bois de conifères encore, mais situé

sur un sol calcaire et sec, il y avait seulement 800.000 individus par m². OVERGAARD (1949) a dénombré un total de 1,7 million de nématodes dans le sol d'une pessière danoise ; cet auteur n'a étudié aucun autre sol forestier. VOLZ (1951) a obtenu des chiffres plus élevés : environ 12 millions dans une hêtraie et 30 millions dans une chênaie mélangée sur mull. GUNHOLD (1954) estime à environ 2 millions les nématodes de deux sols forestiers (une aulnaie et une chênaie à charme). Enfin, CAPSTICK (comm. verb.) estime que dans les sols forestiers d'Angleterre, il y a environ 1,5 million par m² dans le premier cm, et plusieurs millions dans le second cm.

On trouve quelques indications sur le poids de ces populations chez OVERGAARD et VOLZ. Le premier estime que le 1,7 million pèse 4,5 gr ; le second, pour les deux bois cités ci-dessus, arrive respectivement à 4 et 15 gr. Il semble que ce dernier ait sensiblement sous-estimé le poids de ces vers et que les chiffres réels sont supérieurs à ses estimations. STÖCKLI (1952) calcule que les nématodes des bois qu'il a étudiés représenteraient un poids total de 4 à 13 gr d'après les cas ; il se base sur les poids individuels calculés par OVERGAARD.

Dans les sols forestiers, la méthode d'extraction d'OVERGAARD est peut-être moins efficace, ou bien la situation géographique influe-t-elle sur la population de nématodes. Les données des autres auteurs sont assez similaires tant qu'il s'agit de sols à humus brut : les extrêmes vont de 4 à 12 millions. Les cas étudiés par GUNHOLD et VOLZ (chênaie) montrent à quel point les conditions locales (sol, végétation,...) peuvent influencer les nématodes. Il ne faut pas oublier, enfin, que beaucoup de ces données proviennent d'un seul échantillonnage qui a pu être effectué à une saison particulièrement favorable ou défavorable à la population étudiée. Mais, dans l'ensemble, les résultats nous semblent satisfaisants par leur concordance assez générale, et ils sont par exemple beaucoup meilleurs que ceux obtenus pour les protozoaires.

Les données concernant le poids (OVERGAARD et VOLZ) sont assez divergentes ; il nous semble que ce problème devrait être remis à l'étude ; cette opinion est d'ailleurs exprimée par VOLZ.

Le dernier point à examiner est la nutrition des nématodes. En dehors des parasites s'attaquant aux racines des végétaux, on trouve des espèces se nourrissant de bactéries, de champignons,

d'algues, et, enfin, des prédateurs de protozoaires, rotifères, nématodes, ou tardigrades (CAPSTICK, OVERGAARD, STÖCKLI, etc.). On a cru assez longtemps que certains se nourrissaient de substances en décomposition et intervenaient donc directement dans l'humification. Mais cette hypothèse n'a jamais pu être vérifiée expérimentalement et OVERGAARD (1949) a étudié un certain nombre des espèces que l'on rangeait dans ce groupe ; il a démontré que toutes exigeaient des bactéries pour leur subsistance.

Ce même auteur a estimé, pour un sol de pessière, l'importance relative des divers groupes aux points de vue nombre, poids et respiration :

Nourriture	*Nombre %*	*Poids %*	*Respiration %*
Bactéries	57	10	10
Sucs végétaux	12	2	2
Algues	24	85	84
Prédateurs	2	3	3
Inconnue	5	1	1
Total (valeur absolue)	1.700.000	4,5 gr	3,4 cc

Pour la respiration, il s'agit de la consommation d'oxygène par heure et par m², à 16° C. Il est suggestif d'ajouter que ce chiffre correspond à une respiration d'environ 80 m³/ha, pour la période annuelle d'activité, c'est-à-dire quand la température du sol est suffisante. La respiration des nématodes dans différentes conditions a également été étudiée par BAIR (1955).

Mollusques

Le groupe des mollusques a été peu étudié. Il est vrai que ces animaux semblent d'importance plutôt restreinte, mais cette hypothèse gagnerait certainement à être appuyée sur des recherches quantitatives.

On n'a que peu de données numériques au sujet de ce groupe, malgré qu'il soit un objet assez facile à étudier à ce point de vue. BORNEBUSCH (1930), pour dix forêts différentes, arrive à des

moyennes très variables, allant de quelques individus dans des pessières, à un maximum de 105 gastéropodes par m², dans le cas d'une hêtraie sur mull. FRANZ (1950 a) dit que l'on peut trouver des maxima de plusieurs centaines de mollusques sur 1 m² (il ne s'agit donc pas ici de moyennes pour un sol donné, mais bien d'agglomérations sur une petite surface). Dans une hêtraie en Hollande, VAN DEN DRIFT (1950) a déterminé que la densité moyenne d'Arion subfuscus, espèce largement dominante, était de 14 individus par m².

BORNEBUSCH donne des indications sur le poids et la respiration des populations qu'il a étudiées. Les gastéropodes constituent une biomasse de 5 gr environ dans les bois les plus favorables, consommant 1,4 mg d'oxygène par heure à 13° C, toujours pour 1 m². Dans les pessières qui n'abritent que quelques individus, le poids total est d'environ 0,15 gr et la respiration 0,05 mgr.

On est mieux renseigné sur la nutrition des mollusques terrestres (COLE, 1946; FORSSLUND, 1943; FRANZ, 1950 a; KÜHNELT, 1950; LINDQUIST, 1941 a). Quelques-uns sont carnivores, la majorité subsiste aux dépens de feuilles tombées ou de végétaux inférieurs : algues, lichens, champignons. LINDQUIST a montré que les espèces attaquant la litière préféraient certaines feuilles, telles que celles des noisetiers, ormes, frênes, et ne s'intéressaient pas ou peu à celles des chênes et hêtres. En outre, diverses espèces préfèrent les fungi. FRÖMMING (1956) également a mis en évidence des différences de goûts chez les mollusques; il a estimé les quantités de nourriture mangée par jour, et arrive à des valeurs très supérieures à celles données par LINDQUIST.

Enchytréides

Ces petits oligochètes ont été assez peu étudiés jusqu'à présent. Un premier groupe de chercheurs a obtenu des chiffres très faibles : FRANZ (1950 a) en a dénombré 850 par m² dans une hêtraie, et dans deux bois de conifères, 1.100 et 900 environ. BORNEBUSCH (1930) a mis en évidence des différences sensibles entre les divers bois qu'il a explorés : 340 dans une chênaie, de 100 à 600 dans diverses hêtraies et de 40 à 260 dans trois pessières. D'autres chercheurs, au contraire, ont observé des densités importantes pour ces vers. BRETSCHER (1904) a dénombré jusque

150.000 individus par m² dans des sols forestiers. JEGEN (1920), dans des sols à humus brut, a observé des densités allant de 15.000 à 100.000 d'après la saison, avec une moyenne se situant au-delà de 50.000. OVERGAARD (1955) a obtenu des résultats assez nombreux à partir desquels on peut se faire une idée générale. Il ressort de ses chiffres que les peuplements de conifères (épiceas, mélèzes, pins) ont une population dense, les moyennes variant d'après les cas entre 50.000 et 100.000 individus par m², tandis que, dans des bois de feuillus, il n'y en aurait que 20.000 à 40.000. Enfin, O'CONNOR (1955) a trouvé de 112.000 à 257.000 enchytréides dans un bois de sapins de Douglas près de Bangor (Pays de Galles, Grande-Bretagne).

Ces quatre derniers auteurs ont des chiffres assez comparables. Aussi nous semble-t-il raisonnable de supposer qu'ils sont assez proches de la réalité, et que FRANZ et BORNEBUSCH ont sous-estimé les populations réellement existantes : la méthode employée est probablement à l'origine de ces différences ; en tout cas, il serait fort utile d'en chercher la cause réelle.

Nous trouvons chez BORNEBUSCH et OVERGAARD des estimations de la biomasse constituée par ces animaux. De l'ensemble des données du second, on peut estimer qu'elle se situe aux environs de 10 gr dans les bois de conifères, et de 2 à 4 gr sous les feuillus. Le premier, ayant sous-estimé le nombre, arrive évidemment à des poids nettement plus faibles, allant de quelques centigrammes jusqu'à un maximum de 1,6 gr ; d'après lui, la respiration de ces animaux est d'environ 1 mgr d'oxygène par heure, et par m², à 13° C, par gramme d'enchytréides. D'après cette estimation, et en adoptant les poids obtenus par OVERGAARD, l'intensité de la respiration irait de quelques milligrammes à 10 mgr/m²/h.

La nutrition des enchytréides semble moins bien connue que leur densité. D'après JEGEN (1920), SCHMIDEGG (1938), FRANZ (1950 a) et SCHAERFFENBERG (1950) ils interviendraient dans la décomposition des débris végétaux ; certains seraient prédateurs, entre autres de nématodes parasites ; des animaux morts pourraient parfois leurs servir de nourriture. Tout comme les lombrics, ils mélangeraient les particules minérales du sol et leur nourriture organique, en ingérant l'un et l'autre. Enfin, FORSSLUND (1943) les dit capables de former de l'humus amorphe à partir de débris végétaux peu décomposés.

Cependant, ce problème doit encore être repris et son étude est d'autant plus nécessaire que les enchytréides constituent surtout dans les forêts un élément primordial de la biomasse des sols.

Lombricides

De tous les habitants du sol, les lombrics sont certainement ceux qui ont suscité le plus d'intérêt. De très nombreuses pages seraient nécessaires pour faire le point des connaissances actuelles sur ces animaux, leur action, leurs exigences, leurs nombres, leur utilité, les méthodes d'étude, etc. Depuis DARWIN qui, déjà au siècle dernier (1881), leur attribuait un rôle important dans la décomposition de la matière végétale et dans le brassage du sol, les connaissances ont largement progressé; nous nous efforcerons de les résumer ici.

Tout d'abord, voyons quelle est la densité de population de ces animaux. Il est établi que leur nombre varie très sensiblement d'un endroit à l'autre. Dans les bois, ils sont abondants dans les mulls, mais peuvent être très rares, voire absents, dans les mors : d'une façon générale, les lombrics sont caractéristiques des mulls. Ainsi, d'après BORNEBUSCH (1930), leur nombre est d'environ une centaine dans les mulls mais descend jusqu'à quelques dizaines par m^2 dans les mors (18 et 31 dans deux pessières). Dans les chênaies sessiliflores de Campine, GALOUX (1953) a obtenu des chiffres similaires à ceux de BORNEBUSCH pour les forêts feuillues : entre 50 et 100, voire plus, par m^2; dans les pineraies, il n'a trouvé que très peu de lombrics. FRANZ (1950 a) en a trouvé moins sous les conifères que sous les feuillus. Dans une hêtraie à humus brut, VAN DER DRIFT (1950) a observé, par m^2, une moyenne de 30 Dendrobaena octaedra, espèce dominante dans son cas. D'après KOLLMANNSPERGER (1934) il y aurait 44 à 74 individus dans les bois. JAHN (1951) n'a presque pas trouvé de lombrics dans trois sols de pineraies (pin noir). PONOMAREVA (1950) en a dénombré 294 dans une chênaie et 61 dans une pessière. Dans les sols de prairies, on a trouvé jusque 612 individus par m^2 (DOEKSEN, 1948). FRANZ (1950 b) parle de maxima de l'ordre de 200; pour EVANS et GUILD (1948) il y en aurait 190 dans une prairie à Rothamsted. Dans l'ensemble, ce milieu semble donc plus abondamment peuplé que les sols forestiers.

Il faudrait encore souligner les difficultés inhérentes à la numération de ces animaux. Pouvant s'enfoncer dans le sol jusqu'à des profondeurs importantes (jusqu'à 2,5 - 3 m) il est assez pénible de faire une numération directe dans une série d'échantillons; des méthodes d'extraction électriques et chimiques ont été proposées, mais leur effet réel n'est pas encore connu et leur rendement varie fort d'après les circonstances et les espèces. Il semble que, pour l'étude des lombrics, les techniques de numération soient le point qui nécessite actuellement le plus d'amélioration.

La biomasse de certaines populations a été estimée. Le poids des lombrics dénombrés par KOLLMANNSPERGER est de 16 à 28 gr/m², pour 44 à 74 individus. BORNEBUSCH a trouvé quelques grammes seulement dans les plus mauvais cas (pour deux pessières : 0,90 et 1,55 gr pour 18 et 31 exemplaires), mais, dans une chênaie, la biomasse atteignait 61 gr pour 122 individus. Les 30 Dendrobaena dénombrés par VAN DER DRIFT totalisaient un volume de 9 cm³ environ. Enfin, VOLZ (1954) a estimé le poids moyen des lombrics à 45,5 gr dans un mull forestier, et à 16,3 gr dans un humus brut de hêtraie.

Pour terminer le point de vue quantitatif, nous citerons l'estimation que BORNEBUSCH a donnée de l'activité respiratoire des lombrics. Pour les trois populations que nous venons de citer, comptant 18, 31, et 122 individus, il a mesuré une consommation d'oxygène de : 0,34, 0,59 et 10,76 mgr/h à 13° C, toujours par m² de sol.

La nourriture des lombrics est bien connue : tous mangent des débris végétaux. Ces débris sont, généralement, pris en surface et emportés plus ou moins profondément dans le sol. Là, les vers les ingèrent en même temps que les éléments minéraux. Les uns et les autres sont ainsi intimement mélangés dans le tube digestif de l'animal qui vient excréter ce mélange vers la surface. En conséquence, l'action des lombrics est multiple. Tout d'abord, ils creusent le sol, procurant à l'air et à l'eau de grandes facilités de circulation (STÖCKLI, 1949; EVANS, 1948; GUILD, 1955). En outre, lorsque leur nombre est suffisant, ils peuvent, par leur activité, donner au sol un aspect caractéristique différant d'après les espèces dominantes (LINDQUIST, 1941 b). L'effet des lombrics sur la structure du sol (porosité et aggrégation) se manifeste rapidement, mais il est moins marqué lorsque ce sol contient beaucoup

de matière organique (HOPP et SLATER, 1948; CHADWICK et BRADLEY, 1948). L'explication pourrait être que, dans les sols riches en matières nutritives, une moins grande quantité de substances est absorbée par les lombrics; ce fait a été mis en évidence par LINDQUIST (1941 b). Mais GURIANOVA (1940) a observé un effet agglomérant plus marqué en présence de matériel plus facilement assimilable, et SWABY (1950) arrive à une conclusion similaire : l'effet des lombrics ne se manifeste que si le sol contient assez de matière nutrivive. Il semble donc y avoir un optimum de la teneur en matière organique en-dessous duquel les lombrics ne peuvent pas agir et au-dessus duquel leur action serait moins visible, parce que masquée ou ralentie par celle d'autres facteurs. On voit donc combien leur efficacité dépend de la matière organique présente dans le sol, et combien de telles dépendances peuvent compliquer les recherches.

Enfin, les lombrics augmentent la capacité de rétention d'eau du sol, et donc la stabilité de l'humidité, facteur important pour la vie animale et végétale. Cette amélioration et ses conséquences sur les plantes ont été prouvées par divers auteurs : GUILD (1955), SPANNAGEL (1954). On peut encore signaler l'accroissement de la stabilité des aggrégats de sol après l'action des lombrics; grâce à eux, le sol acquiert une structure grumeleuse particulièrement favorable aux végétaux et aux animaux. Cette stabilité est signalée par de nombreux auteurs : GUILD (1955), BAKHTIN et POLSKI (1950), DAWSON (1948), PONOMAREVA (1953).

La quantité de matières qu'ils déposent en surface, ou près de celle-ci, est considérable. Dans une forêt mélangée et une pessière étudiées par STÖCKLI (1928), les lombrics avaient produit par an environ 2 Kg/m² de déjections, soit 20 tonnes/ha. Ce chiffre peut, d'après EVANS (1948) aller jusqu'à 25 tonnes par acre (soit 62 t/ha) dans des sols agricoles. Cette quantité équivaut à une couche d'environ 1/2 cm sur toute la surface du sol. Déjà DARWIN (1881) arrivait à des chiffres similaires. FINK (1952) a établi que, en 10 ans, la totalité de la couche grumeleuse (« Krummenschicht ») passait par le tube digestif des lombrics, ceux-ci produisant par an et par ha jusque 300 tonnes de déjections. Ces déjections sont donc formées, comme dit ci-dessus, à partir du sol minéral et des débris végétaux. Le premier, en passant par le tube digestif des lombrics, subit une réduction mécanique qui aug-

mente la finesse des particules (Blank et Gieseke, 1924) et peut même les modifier chimiquement (Meyer, 1943). Les débris végétaux, de leur côté, subissent une réduction mécanique très importante : les aiguilles et les feuilles qui sont prises intactes, ou presque, à la surface du sol, sont réduites en fragments dont le diamètre est inférieur à 2 mm (Stöckli, 1928) ; c'est dire que l'augmentation de la surface attaquable par les microorganismes est considérable. Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre suivant.

Mais cette nourriture subit bien autre chose qu'une fragmentation purement mécanique : elle est digérée, et donc modifiée chimiquement. On a pu mettre en évidence un progrès certain de l'humification à l'issue de la digestion. Par exemple, celle-ci provoque des augmentations importantes de la teneur en substances insolubles dans la bromure d'acétyle ; or, il est prouvé que le taux de substances insolubles dans le bromure d'acétyle est plus élevé dans une litière décomposée que dans la litière superficielle fraîche et peut donc être employé comme indice du degré d'humification. Springer (1938) considère ces substances comme étant l'humus stable. Franz (1950 a) et Franz et Leitenberger (1948) ont mesuré des augmentations variant entre 12 et 165 %. Meyer (1943) par le même procédé arrive à un résultat semblable : la teneur en humus stable (insoluble dans le bromure) passe de 18 à 50 %. Ce même auteur s'est en outre adressé à une autre méthode : la diminution du rapport C/N, diminution qu'on observe, dans toute litière, quand progresse l'humification : la matière organique avait, au début, un rapport C/N de 23/1 ; ce rapport, après digestion par les lombrics, est de 11/1, tandis que là où les microorganismes étaient seuls, ce rapport était encore de 18/1. Enfin, la teneur en cendres passe de 6,8 à 65 %. Ponomareva (1950) également signale que les déjections contiennent plus d'humus.

Outre cette participation évidente à la décomposition chimique des débris végétaux, on a observé que les lombrics peuvent influencer chimiquement le sol qu'ils travaillent : augmentation de la teneur en calcium minéral et formation d'humates de calcium et même de cristaux de calcite qui, d'après Ponomareva (1952) seraient dus à l'activité de bactéries (voir aussi : Ponomareva, 1950) ; modification du pH (Lunt et Jacobson, 1944 ; Dotterweich, 1933) ; influence sur de nombreux éléments : azote, potas-

sium, magnésium, phosphore; sur la teneur en bases, la saturation en bases (Lunt et al., 1944; Ponomareva, 1953). Il est également admis (Kühnelt, 1950; Franz, 1950 a; Kubiena, 1943 a; Meyer, 1943; etc.) que des complexes argilo-humiques sont formés par les lombrics au cours de la digestion de leur mélange nutritif minéral et organique. Meyer a prouvé expérimentalement la formation de complexes entre l'humus et de fines particules de basalt qui avaient d'ailleurs été réduites en dimensions et modifiées chimiquement, comme nous l'avons dit plus haut. Signalons encore que Tracey (1951) a constaté la présence de cellulase chez de nombreux lombrics.

Enfin, nous terminerons ce bref résumé sur l'action des lombrics en citant trois des influences qu'ils exercent sur les autres organismes. On a, d'une part, constaté que leur intervention accroît le nombre de microorganismes dans le sol. Heymons (1923) a observé que les déjections contenaient environ 50 millions de bactéries par gramme, contre 10 millions dans le sol original. Laatsch et al. (1950) y ont observé de même la présence de nombreux microorganismes, et surtout d'un nombre très élevé d'actinomycètes. Anstett (1951) a constaté que des échantillons de sarments de vignes en décomposition possédaient 4 à 5 fois plus de microbes s'ils contenaient ou avaient contenu des vers (il s'agissait d'Eisenia foetida) que si ceux-ci avaient toujours été absents; il est superflu d'ajouter que, dans ces conditions, la décomposition était beaucoup plus active. D'après Ruschmann (1953), les lombrics favorisent les actinomycètes et défavorisent les bactéries aérobies sporulantes, qui sont destructrices des agglomérats. Ponomareva (1953) également a constaté l'augmentation de microorganismes. Il reste encore à déterminer si l'action des vers sur les microorganismes est directe ou non (Day, 1950).

D'autre part, il a été prouvé que la présence de lombrics dans le sol augmente très sensiblement la croissance des plantes (Spannagel, 1954; Baluev, 1950; Hopp et Slater, 1949; Uhlen, 1953).

Enfin, Hutchinson et al. (1956) ont montré que les lombrics interviennent fort activement dans la dispersion des spores de champignons dans le sol.

En recherchant quels facteurs peuvent conditionner la présence des divers lombricides, on a pu mettre en évidence le rôle des influences externes abiotiques (humidité, température, lumière,

pH, potentiel redox) et des facteurs liés au monde vivant : type et nature du couvert végétal, autres animaux. Nous ne soulignerons ici que les expériences et observations faites concernant le choix de la nourriture : les lombrics ont des préférences très marquées, d'ailleurs variables d'une espèce à l'autre. Leurs goûts envers les débris végétaux forestiers sont assez bien connus, et on sait par exemple qu'ils préfèrent les feuilles aux aiguilles, et que, parmi les premières, certaines sont « meilleures » que d'autres (GAST, 1937 ; GUILD, 1955 ; LINDQUIST, 1941 b ; MANGOLD, 1951 ; PONOMAREVA, 1952).

De ce tableau sommaire des connaissances sur les lombrics, il apparaît que de nombreux points de la biologie de ces animaux ont été étudiés. Si nous avons voulu parler de la plupart d'entre eux, c'est aussi en partie à titre exemplatif, afin de faire ressortir combien il reste encore de lacunes à combler pour les autres groupes. La situation privilégiée des lombrics s'explique facilement : ce sont de gros animaux, faciles à manipuler, et dont la présence frappe tout observateur, surtout dans les terres cultivées et les prairies ; enfin, de par leur taille, les résultats de leur action sont particulièrement apparents. Toutefois, comme nous le verrons plus loin, il se révèle que, dans les sols forestiers, ces vers ne sont pas toujours de première importance ; dans la plupart des cas (en fait, dans les mors et moders) d'autres animaux ont une activité et une influence bien plus large que les lombrics.

Tardigrades

Le groupe des tardigrades est dans une situation assez analogue à celle des rotifères : la densité de population est moyenne, ce sont des animaux « hydrobies » (c'est le dernier groupe dans ce cas parmi ceux dont nous parlons ici), leur biologie est assez mal connue, et enfin ce sont essentiellement des habitants de la litière ou de la végétation couvrant le sol (mousses, lichens, etc.).

Tout d'abord, que sait-on concernant leur nombre ? La méthode d'extraction sous l'eau qui a donné des résultats satisfaisants pour les nématodes et les rotifères s'est avérée tout à fait inefficace pour les tardigrades (OVERGAARD, 1948 a). Seul le comptage direct permet d'obtenir des données valables. STÖCKLI (1950) parle de 67.000 individus par m² dans l'humus brut de forêts, entre 4 et

14 cm (c'est-à-dire sous la litière, qui est leur habitat préféré). Franz (1950 a) n'a jamais trouvé de tardigrades dans les sols des bois feuillus qu'il a étudiés, bien qu'ils se rencontrent dans les mousses dans ces bois. Par contre, il en a trouvé 46.000/m² sous une pessière, dans les 4 cm supérieurs. Enfin, Volz (1951) a dénombré 13.000 individus au m² dans une litière de hêtraie, et 100.000 sous une chênaie (pour chaque cas, un échantillonnage, respectivement en mars et février). En outre, le sol superficiel de la chênaie en abritait environ 50.000. De son côté, Franz (1941) a estimé à 190.000 le nombre par m² dans les prairies, qui semblent donc mieux peuplées que les sols forestiers. Pour ces derniers, la moyenne serait d'environ 50.000 mais avec d'assez grosses variations d'après les conditions locales.

Pour les tardigrades, nous n'avons trouvé aucune estimation de poids, ni de respiration. En ce qui concerne le poids, nous croyons pouvoir l'estimer inférieur à celui des rotifères, soit à moins de 0,1 gr/m².

Le rôle de ces arthropodes est fort mal connu. On peut citer à leur menu : les restes organiques, les cellules végétales d'algues, de mousses, de lichens, etc., et d'autres habitants du sol, rotifères et nématodes (Kühnelt, 1950 ; Franz, 1950 a).

Mihelčič a consacré plusieurs publications à la systématique et à l'écologie des tardigrades (1953, 1954, etc.).

Crustacés

Ce groupe a été fort peu étudié ; il est d'ailleurs probable que la densité de population des crustacés terrestres soit assez faible d'une façon générale.

D'après Franz (1950 a), le maximum qu'on puisse trouver dans nos régions est de quelques centaines par m², dans les conditions optimales. Il a observé que les forêts feuillues sont nettement plus riches en espèces et en individus que les forêts de conifères. Bornebusch (1930) n'en a pratiquement pas trouvé dans les pessières qu'il a étudiées, mais par contre, ils étaient nombreux dans certaines hêtraies (150 par m² dans les cas favorables) et surtout dans la chênaie (283 par m²). Enfin, à titre documentaire, signalons l'existence fréquente dans les forêts australiennes d'un petit amphipode sauteur dont la densité peut atteindre 4.000 individus par m² (Birch et Clark, 1953).

La biomasse des populations dénombrées par Bornebusch est faible : elle atteint 0,28 gr pour la chênaie, et tombe à des valeurs négligeables pour les bois sur mor étudiés par cet auteur. L'activité respiratoire est de même peu importante : 0,40 mgr d'oxygène par heure, à 13° C, par m² pour la chênaie, 0,21 pour les bonnes hêtraies (où le poids était de 0,15 gr) et pratiquement nulle dans les autres cas.

Les crustacés terrestres s'intéressent essentiellement aux débris végétaux surtout s'ils sont suffisamment humides. Kubiena (1941) a montré qu'ils ne sont guère capables de décomposer la cellulose.

De cet ensemble, il ressort que l'importance de ces arthropodes est minime dans la plupart des sols forestiers.

Scorpionides — Pseudoscorpionides — Opilionides — Aranéides

Nous avons groupé plusieurs ordres d'arachnides dont l'importance assez faible ne justifie pas une étude détaillée, et qui sont tous carnivores.

Les scorpions n'existent, pour nos régions, que dans le sud de l'Europe. Ils semblent s'attaquer surtout aux coléoptères (Kühnelt, 1950).

Les pseudoscorpions sont rares dans nos bois, mais peuvent se rencontrer un peu partout. Ils se nourrissent de petits arthropodes. Leur nombre serait de l'ordre de la dizaine par m². Van der Drift en a dénombré une moyenne de 8 par m² dans une hêtraie.

Les opilions sont certainement plus fréquents que les précédents. La plupart s'attaquent aux microarthropodes, mais certaines espèces s'attaquent aussi aux gastéropodes.

Les araignées sont certainement mieux connues et surtout plus nombreuses. Van der Drift (1950) a obtenu une moyenne d'environ 230 individus par m². Bornebusch (1930) a trouvé généralement une cinquantaine d'arachnida (opilions et pseudoscorpions étant inclus). Dans deux hêtraies, il a cependant trouvé 100 et 144 individus. Ces deux dernières populations pesaient environ 0,1 et 0,13 gr, et les autres approximativement 0,05 gr/m². Les respirations pour ces différents cas sont respectivement 0,12, 0,18 et 0,06 mgr d'oxygène/m²/heure à 13° C. Les densités maxima observées par ces deux auteurs proviennent de hêtraies sur mor.

Les araignées chassent surtout les insectes; d'autres animaux peuvent aussi être attaqués, comme par exemple les lombrics (KÜHNELT, 1950).

Acariens

Nous abordons ici un groupe très important dans les sols forestiers, et auquel de nombreuses publications ont déjà été consacrées. Les sous-ordres des parasitiformes et des trombidiformes, généralement prédateurs, ont cependant fait l'objet d'études moins suivies que les sarcoptiformes, qui comprennent les oribatides; ces derniers, mycophages et saprophages, sont représentés par des espèces nombreuses et surtout par un nombre parfois impressionnant d'individus dans les sols organiques, et donc dans les forêts.

Examinons d'abord ce que l'on sait sur la densité de population des acariens. Maints chercheurs les ont étudiés depuis que BERLESE, en 1905, inventa son extracteur automatique. Depuis cette date, cet appareil a subi de fréquentes améliorations, dont celle de TULLGREN (1917) fut sans doute la plus importante : le manchon à eau chaude original a été supprimé et le chauffage, avec dessiccation conséquente, est assuré par une lampe électrique au-dessus de l'échantillon. Des recherches récentes ont montré que, lorsque l'échantillon traité est suffisamment mince, le rendement de l'appareil est satisfaisant. Mais, lorsque des échantillons trop volumineux sont traités, l'extraction est fort irrégulière et le rendement déplorable (voir par exemple BORNEBUSCH, 1930; GALOUX, 1953); signalons que TRÄGÅRDH et FORSSLUND (1932) estiment que BORNEBUSCH n'a obtenu que 10 % des acariens présents dans ses échantillons.

Commençons par les chiffres de BORNEBUSCH (1930). Pour différentes pessières, il a trouvé environ 8.000 acariens/m²; pour des hêtraies à humus brut, ses estimations sont du même ordre de grandeur; dans les autres hêtraies, le nombre diminue sensiblement (2.000 à 3.000), et il en a trouvé seulement 1.000 dans une chênaie. A la suite des critiques formulées contre sa technique, BORNEBUSCH a repris une partie de ses investigations dans un mor de pessière, où il a trouvé 220.000 acariens/m² (1950). VAN DER DRIFT (1949) a trouvé, dans une hêtraie, un total de 210.000 oribates par m², et 55.000 autres acariens. SCHIMITSCHEK (1938) a

dénombré sous différentes pessières des quantités variables, allant de 23.000 à 158.0000 acariens par m², la moyenne pour les 12 bois étant environ 60.000. Signalons que cet auteur n'a étudié que le sol sous la litière. FRANZ (1950 a) donne les chiffres suivants : hêtraie 70.000 ; pessières 11.000 et 23.000. De son côté, FORSSLUND (1943) a obtenu des chiffres assez variables, mais de l'ordre de quelques centaines de mille par m². Dans un travail ultérieur (1948), ce même auteur, par numération directe, a atteint un nombre impressionnant équivalent à environ 1,5 million d'acariens par m². STÖCKLI (1950) parle de 40.000/m² dans l'humus brut forestier. Dans un sol de bruyère, MURPHY (1955) a dénombré approximativement 230.000 acariens par m² pour la litière et l'humus brut. DUDICH et al. (1952) ont estimé à environ 200.000/m² les acariens sous une forêt d'aulnes, et considèrent que les oribatides en constituent environ 70 - 75 %.

Les données ci-dessus peuvent paraître assez variables. Mais on doit se rappeler d'abord que certains auteurs ne parlent que du sol sous la litière (par exemple STÖCKLI, FRANZ pour les deux pessières, SCHIMITSCHECK). Or, cette couche est moins peuplée que l'horizon F, ainsi que l'ont montré VAN DER DRIFT, FORSSLUND, etc. Ensuite, les méthodes d'extraction risquent de faire sous-estimer parfois très largement les populations réellement présentes (TRÄGÅRDH et FORSSLUND). En considérant ces divers points, nous croyons pouvoir estimer que les sols forestiers peuvent héberger facilement plusieurs centaines de mille acariens par m².

Ce chiffre est certainement très élevé ; mais ces animaux sont d'assez petite taille ; la biomasse totale ne sera donc pas très importante. Quelques auteurs ont estimé le poids des populations dénombrées par eux. BORNEBUSCH calcule que les populations des pessières (8.000 individus), des bois de qualité moyenne, et enfin de la chênaie sur mull (1.000 acariens) pèsent respectivement 0,5, 0,2 et 0,06 gr. Mais il a estimé à environ 0,06 mgr le poids moyen d'un individu. Or d'autres auteurs arrivent à des chiffres largement inférieurs : ULRICH (1933) et VAN DER DRIFT (1950) parlent seulement de 0,01 mm³ et MACFADYEN (1952) d'un peu moins de 0,01 mgr (valeurs approchées). Cette divergence pourrait être due en partie au fait que BORNEBUSCH a eu affaire surtout à des adultes et aux plus grosses espèces, à cause des déficiences de son appareil d'extraction. Aussi, adopterons-nous ici les chiffres avancés par les

autres auteurs cités. Le poids des 265.000 acariens de Van der Drift serait donc 2,65 gr. D'une façon générale, le poids total serait de quelques grammes, et varie probablement autour de 5 gr.

Enfin, se basant sur les intensités respiratoires données par BORNEBUSCH (1930), on pourrait estimer que ces 5 gr d'acariens consomment 15 mgr d'oxygène, par m², à 13° C, et par heure. Cette population, à en juger d'après ce chiffre, aurait donc une activité métabolique totale très élevée.

Il nous reste à examiner l'important problème du rôle des acariens dans le sol. Nous commencerons par les parasitiformes et les trombidiformes. Les premiers sont essentiellement représentés par les gamasides et les uropodinae ; ces derniers sont cependant moins nombreux. Les gamasides sont surtout carnivores et s'attaquent aux arthropodes (insectes, acariens) aussi bien qu'aux nématodes, enchytréides, etc. Certaines espèces seraient coprophages, et d'autres nécrophages (KÜHNELT, 1950 ; ROOSEBOOM, cité par VAN DER DRIFT, 1950). Quant aux uropodinae, beaucoup moins mobiles que les premiers, leur nourriture devrait encore être précisée ; on ne dispose que d'observations insuffisantes et fragmentaires. Les uns mangent les débris végétaux, d'autres sont coprophages, nécrophages, voire même carnivores ; certains vivent de sucs des plantes, ou encore de champignons (FORSSLUND, 1943 ; KÜHNELT, 1950).

Les trombidiformes, souvent de très petite taille, semblent être en majorité des prédateurs s'attaquant à des proies minuscules telles que des œufs et de petits arthropodes vivants ou morts. On a observé des attaques sur des acariens, des collemboles, thysanoures, larves d'insectes (dont des chironomides), etc. Certains seraient capables de manger des feuilles et aiguilles de la litière. D'autres encore suceraient des sucs végétaux (FORSSLUND, 1943 ; KÜHNELT, 1950 ; VITZTHUM, 1923). Il semble que les trombidiformes sont plus nombreux dans les endroits chauds et secs.

Parmi les sarcoptiformes, nous examinerons d'abord le groupe des acaridiés dont on ne trouve dans le sol que peu d'espèces et peu de genres ; on les rencontre le plus souvent sous la forme de deutonymphes phorétiques ; à ce stade, ils ne prennent pas de nourriture. Durant les autres stades, les acaridiés se nourriraient surtout de matières végétales ou animales mortes ou de mycelium (KÜHNELT, 1950 ; FORSSLUND, 1943).

Nous terminerons par le groupe des oribatides, qui constituent la grosse majorité des acariens du sol. Diverses études ont déjà été consacrées à l'action que ces animaux peuvent exercer. On sait que tous s'attaquent aux débris végétaux ou aux végétaux inférieurs. Le premier travail important sur ce sujet fut celui de FORSSLUND (1938) d'après lequel les oribatides se nourrissent essentiellement de mycelium, mais d'autres recherches aboutissent à des conclusions beaucoup plus variées. JACOT (1936) et MURPHY (1952) ont pu observer que certaines espèces de phtiracarides vivaient dans les aiguilles dont elles dévoraient le parenchyme central. GRANDJEAN (1948-1950) a élevé plusieurs espèces et constaté que diverses nourritures étaient utilisées : pollen, lichens, champignons. NOORDAM et al. (1943) ont pu élever plusieurs espèces sur des feuilles de chênes. ROOSEBOOM (cité par VAN DER DRIFT, 1950) a observé que quelques espèces, en élevage, mangaient des moisissures ou, plus rarement, de la litière. RIHA (1951) a publié des résultats variés : la nourriture attaquée serait, d'après les cas, des champignons, du bois, de la litière, et même parfois des cadavres de petits animaux ; mais la litière constituerait l'essentiel de leur menu. SPENCER (1951), d'après MURPHY (1953 a) a élevé des Steganacarus magnus sur diverses feuilles et aiguilles. Enfin, récemment, SCHUSTER (1956) a publié une étude approfondie sur la nutrition des oribatides, en se basant sur l'examen du contenu du tube digestif et sur des élevages. Il en résulte que les 46 espèces étudiées sont toutes phytophages ; 16 mangent des microphytes (pollen, algues, débris de mousses, lichens, et surtout mycelium) ; 11 sont « macrophytophages », s'attaquant surtout à la litière ou au bois mort. Enfin, 19 sont « non spécialisées » et mangent toutes sortes de végétaux, depuis les champignons jusqu'au bois mort.

Il ressort des travaux les plus récents que les oribatides prennent une part fort active dans l'attaque mécanique de la litière. SPENCER (1951) a observé que, dans les déjections de Steganacarus, la majorité des particules de feuilles mesurait environ $5 \times 3\,\mu$; or, l'espèce étudiée est de grande taille : il est logique de supposer que les autres oribatides doivent amenuiser la litière encore plus fortement. D'après les observations détaillées de SCHUSTER (1956), les fragments atteignant quelques dizaines de μ sont exceptionnels. Il ressort de ceci que ces animaux augmentent très sensiblement la surface des débris végétaux et permettent ainsi aux

microorganismes de les attaquer beaucoup plus vite. D'après SPENCER, le Steganacarus magnus consommerait 0.0035 mgr de litière par jour, à une température de 4 - 5° C; de cette quantité, 50 % environ seraient excrétés. Ce chiffre nous semble appeler quelques commentaires. L'espèce dont il s'agit est de grande taille; en comparant aux acariens dont MACFADYEN (1952) donne les poids, on peut estimer que le Steganacarus pèse environ 0,2 mgr et ne consommerait donc, chaque jour, qu'environ 1/60e de son propre poids, ce qui nous semble assez réduit; plus loin, à propos des collemboles, nous aurons l'occasion de reprendre ces chiffres et de les comparer à ceux obtenus pour ces insectes; à ce moment, nous serons amenés à faire quelques remarques sur l'activité de ces deux groupes : acariens et collemboles.

La petite taille des oribatides, et donc de leurs déjections, rendent très difficile une étude chimique des modifications qu'ils font subir à leur nourriture; il n'est donc pas étonnant qu'aucune recherche n'ait encore été faite à ce sujet. D'autres points, par contre, sont mieux connus. Ainsi, on a pu prouver que les acariens participent très activement à la dispersion des microorganismes, mais on sait qu'ils ne participent pas au mélange des débris végétaux avec le sol minéral, contrairement aux lombrics (SCHUSTER, 1955).

En conclusion, l'action essentielle des oribatides semble être de favoriser les microorganismes, en assurant leur dispersion et en augmentant largement la surface des débris végétaux qu'ils peuvent attaquer. Leur action directe sur la décomposition chimique est encore inconnue.

L'activité de ces microarthropodes est déterminée par divers facteurs. Plusieurs auteurs ont montré que ceux qui attaquent la litière ne peuvent le faire que si celle-ci est bien humide; quelques exceptions sont connues. Leur développement est fort long, en général il exige plusieurs mois, en outre leur reproduction est beaucoup plus réduite que celle des collemboles, le nombre d'œufs par ponte n'étant habituellement que de quelques unités.

Dans l'ensemble, les densités de population et la nourriture des oribatides sont assez bien connues; par contre, on sait peu de choses sur leur action et leur physiologie.

Myriapodes

Les myriapodes sont parmi les plus gros arthropodes du sol. On les rencontre en nombre très variable dans les forêts. Leur rôle est généralement bien connu. En dehors de groupes secondaires, ils comprennent surtout les diplopodes essentiellement saprophages, et les chilopodes prédateurs.

Voyons d'abord quelle est la densité de population de ces animaux. BORNEBUSCH (1930) n'a presque pas trouvé de diplopodes dans les sols de pessières, mais leur nombre dans les mulls sous forêts feuillues pouvait atteindre et dépasser la centaine par m^2. Les chiffres qu'il donne pour les chilopodes ne sont pas susceptibles de généralisation ; ils vont de 8 à 273 par m^2. FRANZ (1950 a) a trouvé un total de près de 2.000 myriapodes/m^2 sous une hêtraie (un seul échantillon !), et, sous diverses pessières, environ 230, 90 et 80. VAN DER DRIFT (1949 et 1950) a dénombré une moyenne de 170 chilopodes/m^2 dans une hêtraie et 90 diplopodes.

D'après BORNEBUSCH, les diplopodes sous les bois d'épicea ne pèsent que quelques dixièmes de grammes, mais ils peuvent constituer 7,5 gr dans le cas le plus favorable. Les chilopodes, en général, totalisent moins d'un gramme au m^2, sauf une exception de 4,1 gr. Pour ces divers cas, les respirations mesurées sont de 0 à 3 mgr d'oxygène par heure/m^2 à 13° C (diplopodes) et moins de 1 mgr avec une exception de 2,3 mgr pour les chilopodes.

Si l'on semble mal renseigné sur les densités de population de ces animaux, il en va tout autrement en ce qui concerne leur rôle.

On sait que les chilopodes sont surtout des prédateurs s'attaquant aux insectes, aux lombrics, etc. ; certains sont phytophages (KÜHNELT, 1950 ; BRADE-BIRKS, 1929-30). D'après BLOWER (1955) cependant, les connaissances s'avèrent malgré tout encore insuffisantes.

Le rôle des diplopodes est mieux connu. La plupart des espèces s'attaquent aux débris végétaux et participent activement à leur dégradation mécanique. Quelques-uns mangent des champignons et il y a même des carnivores. On a constaté qu'ils étaient plus nombreux sous les feuillus et surtout dans les « mull-like moders » (KUBIENA, 1955 ; BLOWER, 1956). Ils sont rares dans les bois de conifères (BORNEBUSCH, 1930 ; KÜHNELT, 1950 ; VAN DER DRIFT, 1950 ; FRANZ, 1950, etc.). Un des facteurs principaux déterminant

leur présence semble être le calcium (KÜHNELT); LYFORD (1943) a étudié leurs préférences envers les feuilles de divers arbres et a pu constater qu'elles étaient d'autant plus attaquées qu'elles contenaient plus de calcium. VAN DER DRIFT (1950) a également constaté que les quantités mangées dépendaient de l'espèce de feuille envisagée. Dans les bois où ils sont nombreux, les diplopodes peuvent avoir une influence prépondérante; ainsi ROMELL (1935) considère une espèce comme formatrice de mull (en Amérique). EATON (1943) également a décrit la formation de mull par un myriapode. Mais BLOWER (1956), ayant examiné ses propres résultats et les observations de divers chercheurs, dont KUBIENA, conclut qu'il ne s'agit pas réellement de mull, mais bien d'un type plus proche des moders, d'un « mull-like moder ». D'autre part, BORNEBUSCH (1950) fait remarquer que les déjections de ces myriapodes ne comprennent que 25 % de matière minérale, alors qu'il y en a 75 % chez les lombrics; les premiers participeraient donc peu au mélange des diverses couches du sol.

En tout cas, les diplopodes peuvent travailler de grandes quantités de litière; celle-ci est réduite en petits fragments dont la plupart ont une surface d'environ 0,01 mm² (VAN DER DRIFT, 1950). La quantité attaquée dépend de nombreux facteurs : composition et humidité de la litière, température, arbres, etc. VAN DER DRIFT (1949) a fait une estimation de l'action des 80 Cylindrojulus silvarum, qui constituent la population moyenne par m² dans la hêtraie qu'il a étudiée. Pour la moitié estivale de l'année, en supposant une température moyenne de 12°, et en tenant compte de la consommation des individus de chaque grandeur, il arrive à un total d'environ 27,7 gr, ce qui représente approximativement 7 % de la litière tombant chaque année. En tenant compte en outre de leur activité durant l'autre moitié de l'année. VAN DER DRIFT estime que la consommation annuelle serait d'environ 10 % de la litière totale. Cette quantité paraît fort importante. Cependant, il faut souligner que, d'après des recherches faites sur Glomeris marginata, ce même auteur (1949) a constaté que, de la nourriture mangée, il y avait seulement 6 % utilisés par l'animal.

Etudiant l'action chimique des diplopodes, FRANZ et LEITENBERGER (1948) avaient constaté que les déjections étaient plus humifiées que la nourriture (détermination par le bromure d'acétyle). De son côté, VAN DER DRIFT (1949, 1950) dit n'avoir rien

observé de semblable (détermination C et N totaux et dans la fraction « humus ») ; en outre, il a constaté microscopiquement que la cellulose et la lignine étaient encore présentes dans les déjections, chose que KUBIENA (1943 b) a également observée. Ceci confirme simplement que les diplopodes, ainsi que la plupart des saprophages de la litière, utilisent fort mal la nourriture absorbée; cette conclusion était déjà suggérée par le chiffre cité ci-dessus : 6 % seulement de la nourriture est utilisé chez Glomeris. Mais revenons aux analyses chimiques; les observations des deux auteurs, par leur contradiction apparente, nous permettront de souligner un point important de l'action des animaux sur la décomposition de la litière. FRANZ a constaté un accroissement de la décomposition; VAN DER DRIFT n'en a pas observé; or, ce dernier a fait des analyses sur le matériel frais, tandis que FRANZ a étudié les déjections un certain temps après leur production, ayant dû attendre assez longtemps avant que les animaux en aient produit une quantité suffisante pour l'analyse. Il semble que, au moment de l'expulsion par l'animal, les déjections ne soient guère plus décomposées que leur nourriture (VAN DER DRIFT) ; cependant, après un certain temps, la décomposition a progressé sensiblement (FRANZ) : elle serait donc due à des organismes agissant après la production des déjections. On pourrait en conclure que les animaux n'ont qu'une action directe assez faible sur la décomposition, mais qu'ils font apparaître dans leurs déjections des conditions éminemment favorables à l'action des microorganismes humifiants. Ces conditions seraient par exemple : modification du milieu (voir à ce sujet ce qui a été dit à propos des lombrics), et surtout mélange intime des microorganismes avec le matériel végétal finement fragmenté.

Cette explication des observations de FRANZ et VAN DER DRIFT trouve un appui dans la constatation suivante, faite par HARTMANN (1952) : l'examen microscopique du sol révèle, lorsque la coupe est orientée favorablement, que les déjections de microarthropodes ont à l'origine une couleur brun clair, comme les débris végétaux dont elles proviennent; mais ces déjections s'assombrissent progressivement et s'agglomèrent, donnant naissance à une masse amorphe brun-noirâtre, qui a toute l'apparence d'humus. La photographie d'un tel cas est donnée par cet auteur (p. 147, figure 30) et constitue une preuve importante du point de vue développé ci-dessus.

Insectes aptérygotes

Protoures — Thysanoures — Diploures

Nous examinerons brièvement ces groupes qui sont assez peu connus et semblent peu abondants dans les sols forestiers.

Leur classification est encore objet de discussion, certains entomologistes considèrent les diploures comme un sous-ordre des thysanoures. Nous les en séparons simplement pour des raisons de facilité, sans vouloir prendre position dans cette question.

Les protoures sont peut-être carnivores. Ils ont une prédilection pour les endroits humides, mais évitent ceux où il y a d'importants développements de mycelium (KÜHNELT, 1950 ; HANDSCHIN, 1929). VAN DER DRIFT (1950) n'en a pas trouvé sous une hêtraie, mais par contre il y en avait jusqu'à quelques centaines par m² dans une chênaie voisine. FRANZ (1950 a) a dénombré 300 et 450 protoures sous deux pessières.

Les thysanoures se nourrissent de débris végétaux, de lichens et d'algues unicellulaires. On les rencontre surtout dans les litières sèches (KÜHNELT, 1950) ; en tout cas, ce sont des insectes très peu fréquents, et leur importance semble restreinte.

Les diploures sont essentiellement prédateurs, mais mangent parfois aussi des animaux morts (KÜHNELT, 1950) ; Campodea staphylinus serait omnivore (HANDSCHIN, 1940). Cependant, ils ne sont jamais communs, bien qu'on puisse les trouver assez régulièrement (FRANZ, 1950 a). VAN DER DRIFT (1950) en a dénombré quelque 200 par m² ; leur importance est donc assez faible.

Collemboles

Les collemboles sont, après les acariens, les microarthropodes les plus nombreux dans les sols. Aussi n'est-il pas étonnant qu'ils aient suscité beaucoup d'intérêt chez les pédozoologistes. Dans l'ensemble, on est assez bien renseigné sur les densités de leurs populations et sur leur biologie.

Voyons d'abord combien on peut en trouver dans les sols forestiers. BORNEBUSCH (1930) cite des chiffres faibles, allant d'environ 500 à 7.000/m² ; dans des pessières, il a trouvé en moyenne environ 2.000 collemboles. Mais TRÄGÅRDH et FORSSLUND (1932) estiment que cet auteur n'a obtenu qu'approximativement 2 % du

total présent. Travaillant sur des volumes plus petits, il a plus tard obtenu 13.600 individus par m² dans un mor d'épicas (BORNEBUSCH, 1950). Sous une hêtraie, VAN DER DRIFT (1949) a estimé à 58.000 le nombre de collemboles par m². FRANZ (1950 a) en a dénombré environ 46.000 sous une hêtraie et, sous différentes pessières, 1.650, 31.000 et 10.000; soulignons que ces chiffres proviennent d'un échantillonnage unique et les derniers ne comprennent pas la population de la litière. FORSSLUND (1943) a obtenu 117.000 collemboles dans la couche sous la litière. Plus tard (1948), par comptage direct, il a obtenu une maximum correspondant à 700.000 pour les 4 centimètres supérieurs (litière et humus). SOUDEK (1928), cité par SCHALLER (1950), a estimé que la population moyenne de collemboles sous un bois d'épiceas est de 20.000 individus par m²; mais SCHALLER considère que ce chiffre est trop faible et, d'après ses propres recherches, propose une densité de 100.000/m². SCHIMITSCHEK (1938), travaillant dans différents bois d'épiceas, a trouvé entre 11.500 et 115.000 collemboles, avec une moyenne de 56.000/m² dans le sol sous la litière. MURPHY (1955), dans un sol de bruyère, en a dénombré environ 145.000 par m² pour les deux couches H et F.

Cet ensemble de chiffres paraîtra sans doute disparate. Cependant, on peut en tirer une idée d'ensemble à condition de les examiner objectivement. Tout d'abord, certains auteurs ont travaillé sur des échantillons trop gros ou avec de mauvais appareils, d'où résulte une extraction insuffisante; celà, déjà souligné par TRÄGÅRDH et FORSSLUND (1932), peut s'appliquer à d'autres que BORNEBUSCH. D'autres chercheurs n'ont étudié qu'une seule des couches, par exemple la couche H. D'autres encore se basent sur un seul échantillon, ou deux ou trois, pour juger une faune : les variations saisonnières sont très importantes, et peuvent donc fausser largement cette estimation. Nous ajouterons une dernière constatation : avec le temps, les techniques s'améliorent et les nombres recensés s'accroissent; il n'y a pas lieu de croire que ce phénomène soit arrivé à un stade final; dès lors, nous nous croyons fondés à nous baser sur les chiffres les plus élevés obtenus, ce qui est également justifié par les remarques faites ci-dessus. Il nous semble donc que, dans les litières forestières, une densité de 100.000 collemboles par m² peut être considérée comme assez faible et, dans les cas favorables, il y en a sans doute plusieurs fois autant. Disons

encore que le total énorme de FORSSLUND, 1948 (700.000/m²), est probablement un cas exceptionnel.

Admettons un chiffre moyen de 200.000 individus. Quel peut être leur poids? Les données de BORNEBUSCH sont surestimées : une moyenne approximative de 0,05 mgr (faisons remarquer que ceci est probablement une preuve supplémentaire des déficiences de son extraction qui ne lui aurait fourni que les gros individus, tandis que les jeunes seraient morts dans l'échantillon). En se basant sur les données de MACFADYEN (1952), on peut calculer un poids moyen individuel de 0,01 mgr ; la biomasse totale des collemboles serait donc de 2 gr par m² d'un sol forestier moyen.

Enfin, nous pourrions obtenir une idée de l'activité respiratoire de cette population en nous basant sur les données de BORNEBUSCH, toujours sous réserve évidemment : ces 200.000 collemboles consommeraient très approximativement 6 mgr d'oxygène par heure, par m², à 13° C.

Nous avons ainsi quelque idée de l'importance quantitative des collemboles ; examinons maintenant ce que l'on sait sur leur rôle dans le sol.

En ce qui concerne leur nourriture, les connaissances sont encore insuffisants, mais permettent déjà d'obtenir une idée générale. Les collemboles se nourrissent rarement de matières animales, parmi lesquelles on peut citer des nématodes vivants (BROWN, 1954), des petits animaux morts, ou même leur propre dépouille après la mue ; les prédateurs seraient exceptionnels et s'en prendraient entre autres à des collemboles (MACNAMARA, 1924). Au contraire, la grosse majorité des espèces a un régime végétal. Quelques-uns peuvent manger du bois mort, mais la plupart mangent des aliments tendres : litière plus ou moins décomposée, algues, champignons, pollen, ou même des sucs végétaux ; ils prennent aussi des matières amorphes décomposées, telles que de l'humus. Il semble donc que les collemboles soient polyphages (MACNAMARA, 1924 ; KÜHNELT, 1950 ; DUNGER, 1956 ; GISIN, 1943 ; SCHALLER, 1950 ; etc.). Les recherches plus anciennes les avaient fait considérer surtout comme mycophages ; au contraire, on tend aujourd'hui à croire qu'ils sont susceptibles de détruire une quantité appréciable de litière (SCHALLER, 1950 ; DUNGER, 1956) : il se produit donc à leur sujet la même évolution d'opinion que celle observable pour les oribatides. Pour ces derniers, on est bien renseigné

sur leur nourriture naturelle, mais on a peu de données sur les quantités absorbées; pour les collemboles au contraire, ces données quantitatives sont mieux connues (on le verra plus loin), tandis que leur nourriture normale dans le sol reste encore à préciser, car les données récentes sont basées surtout sur des élevages en laboratoire. Ceci est souligné afin de justifier certaines réserves quant à la généralisation des résultats obtenus.

Comme l'ont montré SCHALLER et DUNGER, ces animaux peuvent décomposer directement la litière, ou, au contraire, s'en prendre aux gros fragments présents dans les déjections des grands habitants du sol, diplopodes et isopodes par exemple. La réduction mécanique est importante : DUNGER signale que les fragments trouvés dans les déjections de Folsomia avaient un maximum de 60 microns; pour Tomocerus flavescens, le maximum observé était de $30 \times 150\,\mu$. Cette réduction porte sur des quantités assez importantes. La quantité de nourriture absorbée a fait l'objet de plusieurs études. SOUDEK (1928) a estimé qu'ils absorbaient par jour une quantité égale au double du volume de leur tube digestif, ce qui correspond à une moyenne de 0,024 mm^3. SCHALLER (1950) a refait les calculs et estime qu'il y a un seul « remplissage » quotidien du tube digestif; il arrive finalement à une absorption de 0,005 mm^3. De son côté, DUNGER a déterminé la quantité mangée par Folsomia fimetaria adulte, à environ 18° C; les animaux ont été élevés sur 6 espèces différentes de feuilles. La moyenne obtenue est de 0,049 mm^3. Ce dernier chiffre est fort élevé, mais présente l'avantage important d'être basé sur l'observation directe et non sur des hypothèses, comme c'est le cas pour les deux autres (nombre de remplissages quotidiens du tube digestif). Nous ferons cependant une petite remarque à son sujet : DUNGER a étudié uniquement les adultes d'une espèce de taille moyenne, son estimation est donc supérieure à celle qu'il aurait obtenue en tenant compte de tous les individus et de toutes les espèces. Cependant, d'après ses propres constatations, les jeunes n'attaqueraient pas les feuilles mortes; si cette observation devait être généralisée, il faudrait considérer qu'une partie restreinte des collemboles du sol peut attaquer la litière. Mais ce point est encore totalement inconnu.

Avant de passer à d'autres aspects du rôle des collemboles, nous voudrions rapprocher le chiffre obtenu par DUNGER (0,0490 mm^3) et celui cité par SPENCER à propos des oribatides; d'après ce der-

nier, le Steganacarus magnus mange 0,0035 mgr de litière par jour, à 4 - 5° C. DUNGER a expérimenté vers 18° ; cette température est sensiblement plus élevée mais ne peut expliquer qu'une partie de la différence constatée ; les animaux sont de taille comparable : 1,3 à 1,4 mm pour Folsomia et 1,2 pour Steganacarus dont la largeur est cependent plus forte : il s'agit d'animaux de volumes voisins.

Le collembole aurait donc une activité largement supérieure ; rappelons en outre que les oribatides ont une vitesse de croissance bien plus faible, et, de plus, produisent beaucoup moins d'œufs que les collemboles. Tout ceci semble indiquer que les collemboles ont un métabolisme élevé, au contraire des acariens. Il serait fort intéressant de procéder à la vérification de cette hypothèse, par exemple en comparant l'intensité de respiration des deux groupes.

Nous avons dit ci-dessus, à propos du chiffre avancé par DUNGER, qu'il était la moyenne des observations faites sur diverses espèces de feuilles ; ce point doit être expliqué. Il a été constaté, en effet, que les collemboles ont des préférences variables envers les nourritures qui leur ont été présentées. Ainsi, les feuilles fraîchement tombées sont moins attaquées que les feuilles récoltées sur l'arbre ; mais les feuilles ayant déjà passé un hiver sur le sol sont les plus attaquées. D'autre part, les diverses espèces étaient attaquées à des degrés divers : la quantité mangée était d'autant plus grande que l'espèce est plus facilement décomposable ; cette échelle de « destructibilité » (« Zersetzbarkeit », WITTICH, 1943) a été établie d'après la vitesse à laquelle ces feuilles sont décomposées dans la litière en nature. Le parallélisme entre l'intensité de l'attaque par les collemboles et la destructibilité dans les conditions naturelles est fort intéressant à souligner. Nous reviendrons sur ce point dans la seconde partie de cet article où nous verrons que diverses caractéristiques chimiques sont également en corrélation avec la destructibilité. Signalons que SCHALLER (1950) avait déjà montré l'existence de certaines préférences dans le choix de la nourriture par les collemboles.

En dehors de ce qui précède, on sait assez peu de choses sur l'action des collemboles ; comme les oribatides, ils ne mélangent pas les débris végétaux à la couche minérale, ils concourent à la dispersion des microorganismes, et enfin participent assez faiblement à la décomposition chimique de la litière ; on connaît un certain

nombre de facteurs microclimatiques qui influencent la présence et l'abondance des collemboles dans le sol (Agrell, 1941 ; Kühnelt, 1950; etc.).

Insectes ptérygotes

Chez les insectes supérieurs, très nombreuses sont les espèces dont au moins un des stades vit dans le sol. Mais il est évident que, par exemple, ceux qui n'y sont représentés que par le stade nymphal ont fort peu d'influence sur les processus qui se déroulent dans ce milieu; nous ne considérerons donc pas ici les animaux qui sont dans des cas similaires; même, nous ne traiterons que des groupes qui paraissent avoir au moins une certaine importance. Sauf spécification, nous nous basons sur les données de Franz (1950 a), Kühnelt (1950), Van der Drift (1950), Bornebusch (1930).

Les orthoptères se rencontrent dans et sur le sol, mais ils sont plutôt rares dans les forêts.

Chez les isoptères, de nombreuses espèces de termites sont de première importance dans les régions tropicales, où elles remplissent le rôle dévolu chez nous aux lombrics et aux grands invertébrés : elles réduisent la litière et le bois mort et les mélangent au sol minéral.

Les thysanoptères se nourrissent de végétaux vivants, champignons et petits animaux. Vu la faiblesse de densité de leurs populations, leur importance est probablement négligeable.

Les hétéroptères sont assez réguliers dans le sol, mais la plupart ne s'y rendent que pour hiverner. Parmi ceux dont c'est l'habitat normal, on trouve des prédateurs et, plus souvent, des phytophages, qui mangent des champignons ou du bois en décomposition ou sucent des racines. Van der Drift (1950) en a trouvé une moyenne de 9 par m^2 dans une hêtraie. De l'avis général, les hétéroptères sont de faible importance.

Les homoptères semblent un peu plus abondants. Ils sont représentés dans le sol par des cicadides, des coccidiens et des aphidiens. La grosse majorité se nourrit de sucs des racines; bien que leur nombre puisse être assez important (de l'ordre de la centaine par m^2), leur rôle dans la décomposition des débris végétaux du sol est probablement restreint.

Les lépidoptères sont en général assez rares dans le sol, à l'exception de nombreuses espèces qui s'y rendent pour le stade nymphal ou pour hiverner. Ces larves se nourrissent de matières végétales vivantes (racines) ou mortes (litière, bois, etc.). Dans la litière, VAN DER DRIFT (1950) a trouvé 19 individus par m² d'une espèce d'Incurvariidae, qui était le lépidoptère le plus fréquent qu'il ait rencontré. Il est utile de souligner en outre le rôle que certaines espèces défoliatrices peuvent avoir en ajoutant au sol les débris d'aiguilles ou feuilles, parfois en grande quantité lors des pullulations. Mais d'une façon générale, cet ordre n'est guère important dans le sol.

Les coléoptères, par contre, sont importants. Ils sont représentés dans le sol par beaucoup d'espèces, qui s'y trouvent parfois en assez grand nombre. Les carabides sont les principaux adephaga du sol. Ces carnivores, qui s'attaquent aux insectes, mollusques, vers, etc., sont peu nombreux : 15 à 20 dans les pessières (environ 0,1 gr), environ 30 sous la chênaie et parfois moins sous les hêtraies (BORNEBUSCH, VAN DER DRIFT). Les polyphaga sont, dans l'ensemble, plus nombreux. Les staphylinidae sont en majorité carnivores ; de nombreuses espèces, cependant, mangent aussi des champignons ou diverses substances en décomposition. VAN DER DRIFT en a trouvé un peu plus de 200, adultes et larves, par m². BORNEBUSCH en a observé de 50 à 225 d'après le type de peuplement forestier ; ils sont plus nombreux dans les sols à mor (125 et 225 dans les pessières) ; leur poids total va de 0,1 à 0,45 gr/m² (respiration : de 0,1 à 0,5 mgr d'oxygène par heure/m² à 13° C). Chez les élatérides également se trouvent des espèces dont les larves sont carnivores, tandis que d'autres, phytophages, peuvent s'avérer fort nuisibles pour les racines ; il y a aussi de nombreux saprophages. BORNEBUSCH en a trouvé jusque près de 250 par m² sous une pessière (3,7 gr ; respiration : 1,9 mgr d'oxygène) mais les sols de bonne qualité semblent être pauvrement peuplés : une ou quelques dizaines par m². VAN DER DRIFT a observé une moyenne de 200 Athous subfuscus, espèce principale. De nombreuses autres familles des coléoptères peuvent se rencontrer, même régulièrement, dans les sols forestiers : silphides, curculionides, scarabéides, cantharides, etc. Mais notre but n'est pas de faire un exposé systématique complet de la faune du sol, aussi ne nous attarderons-nous pas sur le cas de ces insectes qui ont des rôles très

variés, mais qui ne représentent peut-être pas, au total, plus d'une centaine d'individus par m².

Parmi les hyménoptères, on peut trouver des larves et surtout des pupes de symphytes, et divers adultes ou larves de parasites mais les formicides sont les plus typiques hyménoptères du sol. Leur action est très variée : par l'établissement de leurs nids, les fourmis participent au travail du sol. Certaines se nourrissent de végétaux morts, mais la plupart sont carnivores. Les colonies de Formica rufa peuvent avoir une importance énorme sur la faune des bois où elles sont installées ; mais, en dehors de ces cas assez rares il semble que les autres fourmis, tout comme le reste des hyménoptères, soient peu importantes.

Le dernier groupe à considérer est celui des diptères dont de nombreuses larves vivent dans les sols. Quelques espèces sont carnivores mais sont plutôt rares. La majorité des larves (les adultes sont rares) mangent des débris végétaux, et surtout de la litière ; les diptères sont sans doute très influents sur la décomposition des débris végétaux, d'autant plus qu'ils peuvent mélanger activement ceux-ci avec le sol minéral, tout comme les lombrics (SCHALLER, 1950). Ces larves sont surtout actives dans la couche située entre la litière fraîche et l'horizon H (BRAUNS, 1954 a). BORNEBUSCH a trouvé, d'après les sols, entre 250 et 1.000 larves par m², les mors semblant en général mieux peuplés. Ces animaux pesaient 1 à 7 gr. et leur respiration allait de 0,5 à 2,3 mgr d'oxygène/m²/h./13° C. Certaines larves de diptères se rencontrent habituellement en groupes assez importants : ce cas est régulier chez les bibionides par exemple ; ceci peut facilement provoquer une sous-estimation de la densité réellement présente dans le sol, l'échantillonnage ayant peu de chances de comprendre un de ces ilôts.

Vertébrés

Les vertébrés aussi se rencontrent dans le sol et peuvent parfois y exercer une action importante. Dans nos régions, sont particulièrement à citer les mammifères insectivores (surtout la taupe) et rongeurs. Les taupes sont susceptibles de détruire un grand nombre d'invertébrés du sol, tels que larves d'insectes et lombrics ; leur action sur ces derniers peut être considérable dans les sols forestiers (KÜHNELT, 1950). Les rongeurs, tout comme les taupes,

peuvent participer activement au mélange des sols minéral et organique et, dans certains cas, peuvent être bien plus efficaces que les invertébrés à ce point de vue. D'autre part, ils peuvent causer certains dégâts aux végétaux qui constituent la base de leur nourriture.

*

* *

Ayant terminé l'examen des connaissances sur les densités et rôles des principaux habitants des sols forestiers, nous allons essayer de nous rendre compte, en une vue d'ensemble, de ce que ces sols peuvent contenir au total. Mais, auparavant, quelques remarques nous semblent nécessaires.

Tout d'abord, nous sommes loin d'avoir cité tous les chiffres existant dans la littérature. On comprendra sans peine qu'il est fort difficile de les trouver tous; mais, en plus, certains ont été omis volontairement, soit qu'ils nous aient semblé fort discordants, soit que l'auteur ait visiblement commis plusieurs erreurs de technique (erreurs auxquelles nous avons déjà fait allusion à propos des collemboles) : un seul échantillon, de taille inadaptée, mauvais appareil d'extraction, etc. Voici un exemple. PSCHORN-WALCHER (1951) dit avoir trouvé les nombres suivants de larves de diptères par m²: forêt mélangée : couche F (2 - 4 cm) : 2.250; couche H (4 - 8 cm) : 2.000; total : 4.250. Monoculture d'épicea : couche F : 36; couche H : 20, soit au total 56 individus. Nous avons trouvé dans BRAUNS (1954 b) l'opinion suivante à ce sujet : « Die Verhältnismassig hohen Zahlen im Mischwald sind offenbar keine Durchschnittzahlen von zahlreichen Probeflächen und sehr wahrscheinlich zur Zeit der Massenentwicklung einer Art aufgefunden ». Nous pourrions ajouter ici des dizaines d'exemples similaires et se rapportant à tous les groupes d'animaux. Disons simplement, en conclusion, qu'il est hautement souhaitable que les recherches quantitatives sur la faune du sol soient basées sur des procédés plus sûrs, de rendement connu, et analysées ensuite par des méthodes statistiques, même élémentaires, ce qui est déjà bien suffisant. Ce souhait est bien d'actualité : ainsi, c'est d'un avis unanime que les spécialistes de la zoologie du sol ont, lors du Congrès de Paris de la S.I.S.S. (en 1956), décidé d'organiser aussi

tôt que possible un colloque sur les problèmes des techniques quantitatives.

Nous voudrions également souligner que nos connaissances progressent encore, et que les méthodes quantitatives s'améliorent constamment. Aussi, les chiffres cités sont-ils très probablement des sous-estimations des densités réelles. D'autre part, de nombreux groupes sont encore très mal connus, nous y avons insisté déjà lorsque nous en traitions ; sont parfois dans ce cas des groupes importants, comme les lombrics et les protozoaires. Le point de vue qualitatif qui, de son côté, présente aussi de grosses lacunes, comprend deux parties : d'une part, l'étude de l'influence du milieu extérieur sur la faune ; d'autre part, l'action de celle-ci dans son habitat. La première partie est assez bien connue : la lecture de KÜHNELT (1950) le montrera, et on pourrait ajouter maintes références encore à l'impressionnante liste donnée par cet auteur. Par contre, nos connaissances accumulées au sujet de l'action des animaux présentent un caractère décousu et sporadique. Prenons un exemple dans le problème de la nutrition : il faut connaître, pour un groupe donné, le régime de chaque espèce importante et la quantité mangée, celle-ci pouvant varier avec la nature du substrat et certaines conditions extérieures ; le premier aspect (régime) fut bien étudié par SCHUSTER pour les oribatides ; le second (quantité) le fut pour les collemboles (DUNGER)... que n'ont-ils pas tous deux travaillé sur un même groupe ! Cette situation se répète régulièrement, et, à cause de celà, d'excellents travaux ne présentent pas tout l'intérêt qu'ils susciteraient s'ils étaient mieux coordonnés.

Nous allons essayer, ces remarques étant faites, de nous former une idée sur l'ensemble de la faune du sol ; nous prendrons d'abord comme objet un sol de bois de conifères ; dans le tableau ci-dessous nous nous baserons sur les chiffres cités dans les pages précédentes et parfois de façon plus particulière, sur tel ou tel auteur ; ainsi, nous ferons appel, pour plusieurs groupes, aux données de BORNEBUSCH pour sa station n° 8 qui est similaire à la forêt étudiée par OVERGAARD pour les nématodes. Ensuite, nous essayerons la même chose pour un bois feuillu riche, tel que la chênaie étudiée par BORNEBUSCH (station n° 10). Certains chiffres sont plus hypothétiques ; c'est le cas, surtout, pour les protozoaires. Pour les autres, des coefficients d'erreurs assez larges doivent de toute façon être appliqués ; ils n'ont d'autres prétentions que de vouloir être un ordre de grandeur.

	Pessière			*Forêt feuillue avec mull*		
	Nombre (1)	*Poids (2)*	*Respiration (3)*	*Nombre (1)*	*Poids (2)*	*Respiration (3)*
Protozoaires	100.000.000	2,0	?	200.000.000	4	?
Turbellariés et al.	?	?	?	?	?	?
Rotifères	200.000	0,1	?	600.000	0,3	?
Nématodes	1.700.000	4,5	5	20.000.000	10	10
Mollusques	—	—	—	100	5	1,5
Enchytréides	75.000	10	10	30.000	4	4
Lombrics	30	1,5	0,59	120	60	11
Tardigrades	25.000	0,05	?	100.000	0,2	?
Crustacés	—	—	—	280	0,3	0,4
Scorpionides et al.	67	0,07	0,09	60	0,06	0,08
Acariens	400.000	4	12	400.000	4	12
Myriapodes :						
— Diplopodes	—	—	—	110	4,7	1,85
— Chilopodes	120	1,8	1	40	0,6	0,3
Protoures et al.	?	?	?	?	?	?
Collemboles	100.000	1	3			
Ptérygotes :				200.000	2	6
— Saprophages	800	5,3	2,9	400	4	1,5
— Carnivores	250	0,5	0,56	80	0,7	0,4
Total		30,82	35,14		99,86	49,03

(1) Nombre : individus par m².
(2) Poids : grammes par m².
(3) Respiration : milligrammes d'O_2 par heure, par m², à 13° C.

Les données de ce tableau montrent d'abord combien le nombre d'animaux présents peut être de faible valeur comparative. La biomasse est déjà beaucoup plus intéressante à connaître. Pour certains problèmes, enfin, l'activité respiratoire est la donnée la plus utile. Mais, nous en reparlerons dans la seconde partie de cet article, cette respiration n'est nullement la chose essentielle à connaître; pour certains groupes, la détermination de la quantité de nourriture absorbée est aussi un élément de grande valeur (surtout pour ceux qui attaquent la litière).

Il est intéressant de discuter un peu ces chiffres.

Divers auteurs ont estimé la quantité de litière tombant chaque année dans un bois; des données citées par HARTMANN (1952), on peut prendre une moyenne de 2 à 3 tonnes à l'hectare, soit 200 à 300 gr/m²; il est possible que les résineux fournissent moins de litière que les forêts feuillues riches, bien que, par ce que cite HARTMANN, on ne puisse étayer sérieusement cette hypothèse. Prenons comme supposition de départ, qu'il tombe 200 gr/m² dans un bois de conifères, et 300 sous les feuillus. En face de ces apports, on trouve respectivement 30 et 100 gr d'animaux : on voit que ceux-ci doivent nécessairement exercer une action considérable sur la décomposition de la litière. Nous n'avons pas encore rassemblé assez de données pour aborder ce problème; nous le ferons dans la seconde partie.

Les chiffres sur la respiration sont également d'un grand intérêt. Ils montrent tout d'abord que les différences entre les bois riches ou pauvres en faune, s'amenuisent lorsqu'on prend en considération l'activité de ces animaux au lieu de leur poids. D'autre part, en calculant la respiration annuelle, on arrive à l'intéressant résultat suivant : tenons compte des groupes dont la respiration n'est pas connue (et surtout les protozoaires) et arrondissons les chiffres respectivement à 40 et 55 mgr/m²/h., pour les conifères et les feuillus. Ces chiffres ont été obtenus par des expériences faites à 13°; la température moyenne des sols de nos régions est sensiblement inférieure; aussi diviserons-nous par deux le total pour tenir compte (très largement d'ailleurs) de cette sur-estimation expérimentale. La consommation annuelle d'oxygène devient 175 et 240 gr, qui exige un poids voisin de carbone (le coefficient respiratoire étant très probablement voisin de l'unité pour l'ensemble), soit environ 200 et 275 gr de matière organique;

aussi nous semble-t-il vraisemblable d'admettre que la faune a besoin, pour sa respiration annuelle, de la grosse majorité (presque la totalité) de la litière arrivant au sol. Précisons que cette combustion métabolique de la litière ne s'effectue pas totalement en un an; les 300 gr de feuilles sont détruits en 2 ou 3 ans ou plus, et constituent ainsi les couches Fo, Fl, F2,... âgées de 0, 1, 2 ans, etc. Mais, de ces diverses couches, chaque année la faune métabolise un poids total presque égal au nouvel apport qui lui parvient des parties aériennes des végétaux, le reste étant métabolisé par les microorganismes.

Nous voudrions insister sur la valeur de ce chiffre. Il est basé, et nous sommes le premier à le souligner, sur un grand nombre d'approximations. Nous ne voulons pas y voir autre chose qu'un ordre de grandeur, et surtout une hypothèse de travail; nous serons aussi le premier à nous réjouir si quelque chercheur, l'ayant trouvé étonnant, entreprend des expérimentations nouvelles, et peut le rendre plus précis.

Parmi les recherches à faire à ce sujet, signalons d'abord le problème de la respirométrie : les chiffres cités par BORNEBUSCH sont basés sur des approximations dont certaines ont été discutées par BIRCH et CLARK (1953); il y a encore de sensibles améliorations à apporter à ces estimations, entre autres dans le domaine de l'influence de la température. Un autre point à préciser, rappelons-le encore, est l'estimation quantitative des populations animales. Enfin, il faudrait connaître l'apport réel de matière organique au sol; à côté des feuilles et branches, provenant des végétaux, il y a les racines mortes et les végétaux inférieurs qui se développent dans le sol, et particulièrement les algues qui sont assez nombreuses; en outre, certains animaux s'attaquent aux racines vivantes. Tout celà constitue un apport supplémentaire de nourriture pour la faune du sol, mais, actuellement, on ne possède aucune idée précise de cet apport.

Il ressort que l'estimation de la part que la faune prend dans la décomposition de la litière, n'est rien de plus qu'une approximation encore vague; il reste cependant que cette part se révèle être de très grande importance et, en tous cas, elle dépasse très largement le chiffre avancé par BORNEBUSCH qui estimait que le métabolisme de la faune du sol consommait 1/5 ou 1/4 de l'apport annuel des débris végétaux.

II. — ROLE DE LA FAUNE DANS LE SOL

Depuis longtemps, les pédologues ont entrepris l'étude de la décomposition de la litière dans le sol et lui ont consacré de nombreuses publications. Sans doute permettent-elles de se faire une idée générale mais il subsiste encore d'importantes divergences, et de plus, dans ce domaine, les opinions évoluent beaucoup. Ainsi, les idées révolutionnaires que WAKSMAN émettait vers 1930-40 sont aujourd'hui presque passées de mode. Que dira-t-on dans 10 ans des concepts de 1955? Vue cette rapidité de progrès de la pédologie et surtout de la chimie nous nous efforcerons de rester sur un plan fort général pour exposer, dans ses grandes lignes, le schéma de ce qui se passe dans le sol; cet exposé sera nécessaire pour comprendre quelles sont les actions des animaux dans ces processus.

Les feuilles ou aiguilles mortes tombent sur le sol, avec d'autres débris végétaux (branches, écorces, etc.). Elles constituent la litière (couche L), puis les produits de fragmentation (couche F). Un examen rapide d'une coupe de sol révèle immédiatement que ces couches sont minces; sous elle, on trouve une couche sombre, ne contenant presque pas d'éléments structurés (couche H); dans nos régions elle ne comporte en général que quelques centimètres. Puis, on rencontre une couche intermédiaire, parfois assez épaisse, produite par le mélange de la couche H avec le sol sous-jacent. Plus bas encore, c'est le sol minéral où l'on ne trouve pratiquement plus aucune trace d'éléments végétaux superficiels. Ceux-ci, donc, sont disparus, se sont transformés en matières très simples qui ont été éliminées de diverses façons. Ces différents stades et les passages de l'un à l'autre se dérouleraient comme suit.

La litière subit une attaque double : mécanique et chimique. La première, d'une part, provoque la réduction des grands débris végétaux en fragments microscopiques. Cette fragmentation concerne surtout les feuilles ou aiguilles qui se trouvent sous la couche tombée au cours de la dernière année : cette couche, dans certains cas (chêne, hêtre), reste presque intacte durant un an environ et sera attaquée à son tour quand une nouvelle viendra la recouvrir. D'autre part une décomposition chimique a lieu. Les produits solubles sont en grande partie lessivés par les eaux de pluie. Les autres sont plus ou moins dégradés et simplifiés; c'est surtout le cas des sucres, protéines, celluloses, hémicelluloses, qui sont plus

rapidement modifiés par les organismes du sol. Les molécules plus simples qui en résultent peuvent subir divers sorts : si elles sont réellement devenues très petites, elles peuvent être éliminées (CO_2, H_2O par exemple) ; sinon, elles entrent dans de nouveaux processus métaboliques où elles continuent à se décomposer, ou au contraire, contribuent à former des composés plus gros, plus complexes ; entrent aussi dans ces synthèses les macromolécules, qui ont été fort peu attaquées, comme par exemple les lignines. Ces synthèses aboutissent à la formation de corps chimiquement fort complexes, de couleur sombre, ayant des propriétés colloïdales, et de constitutions très variables. On les désigne sous le nom général d'humus [1].

Cette théorie sur la formation de l'humus est récente ; on admettait autrefois qu'il provenait essentiellement de la modification de constituants végétaux et surtout de la lignine. Aujourd'hui l'opinion qui prévaut est que l'humus est un produit de synthèse : « Nous ne sommes pas d'accord avec les auteurs qui disent que la lignine est la matière première pour la formation de l'humus (WAKSMAN), mais nous sommes de l'avis de ceux qui le disent synthétisé par les microorganismes à partir de divers composés (FLAIG, POCHON, SIMONART, etc.) », déclarait KONONOVA au Congrès de la S.I.S.S. (Paris, 1956).

Cet humus est à son tour décomposé pas les êtres vivants du sol ; réduit en éléments de plus en plus simples, il finit par être éliminé sous diverses formes (CO_2, H_2O, produits solubles), tout comme d'ailleurs les produits simples, issus de toutes les activités métaboliques qui ont donné naissance à l'humus.

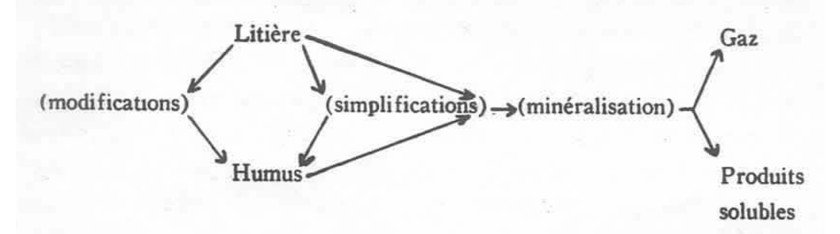
On dit parfois que cet humus est plus stable que les autres composés, et que c'est la raison pour laquelle il en existe une certaine quantité dans le sol (la couche H des forêts, par exemple, en contient beaucoup). Ce point nous paraît mériter un examen plus approfondi. Si cette opinion était exacte, on constaterait que, sous les forêts, la couche d'humus s'épaissirait d'année en année ; les très vieilles forêts devraient avoir d'énormes réserves d'humus et ceci ne s'observe jamais, sauf dans des cas fort exceptionnels

---

(1) Il s'agit ici de l'humus au sens restreint ; certains auteurs considèrent que l'humus est l'ensemble de la matière organique non vivante présente dans le sol. Cette définition plus large inclut donc même la litière.

tels que les tourbières. Normalement, donc, l'humus est détruit à la même vitesse qu'il est formé. On pourrait expliquer la présence d'une couche d'une certaine épaisseur par un retard dans son attaque : la décomposition ne commencerait que quelque temps (peut-être plusieurs années) après sa formation. Il est d'ailleurs possible qu'entre les deux se produisent des modifications de sa structure qui n'affectent pas sensiblement ses principales caractéristiques physico-chimiques, mais qui sont peut-être nécessaires avant toute attaque ultérieure et qui, ne se déroulant que lentement, font qu'il reste en permanence une certaine quantité d'humus. Notons enfin que, dans certains cas, par exemple à la suite d'une coupe rase, l'humus forestier peut disparaître très vite.

Le schéma suivant synthétise très sommairement l'évolution chimique de la litière jusqu'à sa destruction.



Le point de départ est donc un ensemble complexe, organisé, de grande taille : feuilles, aiguilles, branches. L'état final, au contraire, est un ensemble de corps simples : eau, gaz divers (CO_2 par exemple), éléments minéraux, composés azotés simples, etc. Entre ces deux extrêmes, il y a une foule d'intermédiaires, dont un certain nombre constituent cet humus si précieux pour la vie végétale : c'est de sa composition, et donc de sa formation, que dépend, pour une grande part, la croissance des plantes, le rendement d'une forêt. Cet humus peut prendre beaucoup de formes différentes ; les pédologues les ont classées en grands groupes. Cette systématique, entreprise par MÜLLER (1887), sinon plus tôt déjà, distingue trois grandes catégories pour les sols forestiers : mull, moder, mor (nous n'envisageons ici que les cas des formations aérobies). Les acquisitions nouvelles de la pédologie ont confirmé la liaison de ces types avec des activités biologiques déterminées : les mulls seraient en rapport avec l'action des lombrics et enchytréides, les moders avec celle des arthropodes (surtout

acariens et collemboles), les mors, enfin, seraient produits par une activité essentiellement fongique (HARTMANN, 1952; KUBIENA, 1955). Mais ces grands types peuvent être divisés en variétés; et KUBIENA (l.c.) affirme que « there exists no variety or subvariety in which the special influence af animal activity is not visible or not most caracteristic ». Ainsi, le « mull-like moder » contiendrait beaucoup de déjections de gros arthropodes et surtout de myriapodes.

Il nous reste donc à voir comment les données des zoologistes et celles des pédologues peuvent être mises en concordance pour expliquer les transformations subies par la litière et la formation des divers types d'humus. Dans le sol, se déroulent des modifications physiques et chimiques que nous étudierons successivement. Nous verrons aussi ce que les animaux peuvent avoir comme influence sur les autres organismes.

1. Action physique de la faune

L'action physique des animaux dans le sol est double. D'une part ils fragmentent les débris végétaux, d'autre part ils opèrent un brassage intéressant les matières organiques, les éléments minéraux, et les microorganismes.

Dans le domaine de la fragmentation, les animaux peuvent être fort influents; quelques chiffres prouveront cette affirmation. DUDICH et al. (1952) ont calculé qu'une macrofaune pesant 5,84 gr par m^2 (c'est la moyenne qu'ils ont obtenue pour 23 forêts) consomme au minimum 240 gr/m^2 de litière par an; ils ont tenu compte largement des périodes d'inactivité annuelle dues au mauvais temps. En considérant en outre les autres groupes (acariens, collemboles, enchytréides, etc.) ils arrivent à la conclusion que toute la litière passe par le système digestif des animaux du sol. VAN DER DRIFT (1949) a estimé, comme nous l'avons vu plus haut, que les diplopodes d'une hêtraie fragmentent environ 10 % de la litière tombant annuellement. A propos des acariens, nous avons vu que des estimations de la consommation quotidienne de nourriture avaient été obtenues : 0,0035 mgr par jour pour une grosse espèce et à basse température. Supposons que, en moyenne, la consommation d'un acarien soit de 0,001 mgr et que, sur les 400.000 individus que nous pouvons considérer comme la population normale

des bois, il y en ait la moitié qui attaque la litière; enfin, tenons compte du fait que la température moyenne du sol est sensiblement supérieure à 4° (en fait, environ 10°), et que l'activité des animaux croît en conséquence. Nous pouvons donc au total estimer que les acariens consomment annuellement environ 100 gr de litière, soit 30 à 50 % de la chute annuelle des feuilles dans nos régions. Pour les collemboles, un calcul analogue est possible : soit une consommation quotidienne de 0,05 mgr (DUNGER) et ceci uniquement pour les plus grosses espèces (les petites, de même que les jeunes étant considérées comme mycophages et microphages) pour lesquelles nous supposons une densité de population assez faible : 10.000 à 20.000/m² d'après le type de bois, soit environ 10 % du total. Ceci nous amène, par an, à environ 150 - 300 gr. Ces estimations modérées montrent que les microarthropodes sont susceptibles de réduire annuellement presque la totalité de la litière en petits fragments, indépendamment de l'action de la macrofaune et des enchytréides (on a vu que les microarthropodes s'attaquaient aussi bien à la litière qu'aux déjections de la macrofaune qui contiennent de gros débris de litière), ce qui est en accord complet avec les résultats de DUDICH et al.

Il semble que l'importance essentielle de cette fragmentation réside dans l'augmentation énorme des surfaces et donc des possibilités d'attaque des microorganismes sur la litière. Il n'est pas possible de se faire une idée quantitative totale de cet effet, mais quelques données peuvent quand même nous servir. On a vu que les lombrics rejetaient après digestion, des fragments ayant au maximum 2 mm de diamètre. A titre d'exemple, supposons qu'ils soient en moyenne des petits cubes de 1 mm de côté; et supposons encore qu'ils proviennent d'une aiguille de pin sylvestre ayant 60 mm de long, 1 mm de large et 0,5 mm d'épaisseur; cette aiguille schématique aura une surface de 180 mm². Si le lombric la coupe en 60 morceaux de 1 mm, la surface totale des fragments sera 240 mm² soit une différence faible. Mais si cette même aiguille est attaquée par un acarien produisant des cubes de 10 μ de côté (et ce chiffre est de l'ordre de grandeur de ceux observés par SPENCER et SCHUSTER) la surface totale des 30.000.000 fragments sera de 1.800.000 mm², soit 1,8 m². On voit, par ce chiffre, l'effet que peuvent avoir les microarthropodes sur l'augmentation de surface.

Cette augmentation de surface est d'autant plus efficace qu'elle s'accomplit en même temps que le brassage de ces débris végétaux avec des microorganismes nombreux et variés, et, dans certains cas, avec des éléments minéraux fins. Ce mélange a été observé à des degrés divers presque chez tous les saprophages, surtout pour les lombrics en ce qui concerne le mélange avec les éléments minéraux. Il est connu d'autre part que de nombreux microorganismes peuvent traverser le tube digestif d'animaux sans en souffrir aucunement : lombrics, microarthropodes, mollusques(chez lesquels on a même constaté le transit de protozoaires et de nématodes : KÜHNELT, 1950), etc. Dans les déjections, les microorganismes se trouvent donc répartis au cœur même de leur substrat nutritif et, qui plus est, ils y trouvent des conditions optimales pour leur activité : pH, humidité, constitution chimique. Ce fait ressort de nombreuses observations (KÜHNELT, FRANZ, etc.), mais nous arrivons ici dans le domaine de la chimie auquel nous consacrerons le chapitre suivant.

Enfin, nous rappellerons ici que certains animaux, et surtout les lombrics et enchytréides peuvent effectuer d'importants transports verticaux dans le sol et assurer ainsi un brassage très efficace des débris organiques avec le sol sous-jacent; en outre, ils produisent des déjections très résistantes aux variations de température, à la dessiccation et à la destruction mécanique. Par ces activités, les conditions de croissance pour les végétaux supérieurs sont sensiblement améliorées.

Pour terminer, rappelons que l'action fouisseuse de certains animaux crée dans le sol des galeries permettant la circulation facile de l'air, de l'eau et d'autres animaux.

2. Action chimique de la faune

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que l'action physique des « décomposeurs » se révèle être fort importante ; il nous reste donc à voir quels sont les résultats chimiques de leur activité.

Tout d'abord, il est bien évident que l'activité métabolique de la faune provoque la destruction de certains constituants de leur nourriture ; ceux-ci peuvent être simplement modifiés — c'est sans doute le cas de la lignine — d'autres peuvent être réduits en élé-

ments parfois très simples, tels que CO_2 et H_2O : pour ces derniers la faune provoque donc la minéralisation et nous avons vu dans la première partie que cette combustion métabolique est quantitativement très importante.

D'autre part, de nombreuses espèces favorisent l'humification de leur nourriture. Nous l'avons souligné déjà à propos des lombrics où FRANZ et LEITENBERGER, MEYER et PONOMAREVA ont constaté une plus grande teneur en humus dans les déjections. Les premiers de ces auteurs (voir aussi FRANZ, 1950 a) ont abouti à la même observation à propos de nombreux autres groupes : myriapodes, enchytréides, larves d'insectes, isopodes, soit donc pratiquement tous les saprophages importants de la macrofaune. Pour la microfaune, les méthodes chimiques n'ont pas été utilisées (elles seraient d'ailleurs d'application difficile vu la petitesse des déjections), mais la microscopie révèle que leur coloration se rapproche fort de celle de l'humus : il semble donc que les microarthropodes également favorisent l'humification (HARTMANN, 1952; KUBIENA, 1955). Au cours d'expériences faites en laboratoire, SEKERA (cité par FRANZ, 1956 b) a également constaté que la microfaune favorise largement la production d'humus; nous reviendrons plus loin sur les résultats de ce chercheur.

Il nous semble nécessaire de nous arrêter un peu sur cette question d'humification par les animaux. Rappelons d'abord que, à propos des myriapodes, nous avons souligné qu'il ressort de divers travaux que l'humification ne progresse pas sensiblement durant la digestion dans l'animal. C'est au contraire dans les déjections que ce processus a lieu. Celles-ci contiennent plus de microorganismes un certain temps après l'expulsion par l'animal : plusieurs auteurs l'ont constaté chez les lombrics. D'autre part, on a montré que certains microorganismes sont favorisés par les conditions régnant dans le tube digestif des lombrics, d'autres au contraire étant défavorisés. Enfin, SEKERA (cité par FRANZ, 1954) a observé que la décomposition de certaines matières pouvait être très rapide si les microorganismes seuls agissent, mais qu'elle est nettement plus lente en présence d'animaux; dans ce dernier cas, la consommation d'énergie serait beaucoup plus économique et la formation d'humus possible; dans le premier cas au contraire il y avait eu minéralisation rapide du substrat associée d'ailleurs à un grand accroissement du nombre de bactéries. En présence d'ani-

maux, cet accroissement était beaucoup plus réduit. Ces données nous permettent de formuler l'hypothèse suivante pour expliquer le déroulement de l'humification. *Celle-ci, considérée du point de vue purement chimique, semble être effectuée par certains microorganismes.* Mais il faut que ceux-ci soient placés dans de bonnes conditions : micromilieu chimique et physique favorable, mélange intime avec leur substrat, fragmentation de celui-ci, en enfin inhibition des microorganismes destructeurs de l'humus. En l'absence de ces conditions, l'humification est quasi impossible dans les conditions naturelles, ou du moins est-elle très lente (rappelons encore que l'humification est une synthèse). Or, il ressort des données rassemblées actuellement à ce sujet que *ces conditions sont réalisées spécialement bien dans les déjections des animaux*; nous en avons cité de nombreux exemples dans les pages qui précèdent. Aussi l'opinion générale selon laquelle les animaux sont indispensables au cours normal de l'humification en nature semble-t-elle appuyée par un nombre suffisant de preuves; cette opinion est valable malgré que les animaux aient, par leur propre métabolisme, une action négligeable dans la formation de l'humus. Ce serait donc la faune qui conditionnerait en grande partie l'activité quantitative des microorganismes, et très probablement aussi leur activité qualitative et, par là, le type d'humification. C'est ce qui explique qu'une faune particulière est en corrélation avec les mulls, les moders, les mors, et les diverses variétés de ces types principaux : faune pauvre dans les mors, prédominance de microarthropodes dans les moders, de myriapodes dans les « mull-like moders » et de lombrics dans les mulls; les champignons dominent dans les premiers, les bactéries dans les derniers (les données de ce paragraphe sont basées sur certains points particuliers cités précédemment à propos des lombrics, myriapodes, microarthropodes, etc., et sur divers auteurs : FRANZ, HARTMANN, KÜHNELT, KUBIENA, LAATSCH, VAN DER DRIFT, WITTICH, etc.).

En dehors de l'action des animaux dans l'humification, nous signalerons d'autres aspects de leur action chimique. Le point le plus étudié est celui de leur rôle dans le cycle de l'azote. Il a été montré (FRANZ, 1941) que certaines espèces de lombricides, de myriapodes, d'isopodes, et d'insectes larvaires ont, dans leur tube digestif, des microorganismes capables de fixer l'azote atmosphérique. Les protozoaires, comme nous l'avons déjà signalé, aug-

mentent la fixation bactérienne de l'azote de l'air. D'autre part, dans le tube digestif des animaux, l'azote des débris végétaux est transformé presque totalement en azote humique (FRANZ, 1951). Enfin, divers auteurs estiment qu'un des rôles principaux de la faune serait d'accélérer la circulation de certains éléments nécessaires à la vie des autres organismes du sol, microbes et plantes; ceci concernerait particulièrement l'azote (OVERGAARD, 1949; MURPHY, 1953); mais d'autres éléments importants pourraient aussi être influencés de cette façon : phosphore, calcium, etc.

D'autre part, il existe des ferments dans le tube digestif de divers groupes : cellulases et chitinases chez les lombrics (TRACEY, 1951); et, chez les collemboles, on a trouvé un organisme symbionte qui décompose la chitine (DOEKSEN, 1954).

Pour terminer, signalons que les acariens et les collemboles sont indispensables pour la mise en route de la formation de sols jeunes, ainsi que l'ont montré SCHALLER, 1950, et surtout KUBIENA, 1943 a.

En conclusion, les animaux sont nécessaires aussi bien pour la formation de sols jeunes que pour le maintien et l'amélioration des sols âgés, et en particulier pour l'humification. Il semble bien que, laissés à eux seuls, les microorganismes soient incapables de mener à bien l'humification à une vitesse normale dans les conditions naturelles, mais qu'au contraire leur action est peut-être surtout minéralisante.

On a également constaté que, à l'issue de l'action de la faune, diverses substances très spécialisées peuvent être produites : par exemple des substances favorisant la croissance des végétaux supérieurs (voir ce qui a été dit à propos des lombrics, et FRANZ, 1956 a) et des antibiotiques agissant sur les microorganismes du sol (voir paragraphe « Lombrics », et KÜHNELT, 1950).

3. Action des animaux sur les autres organismes du sol

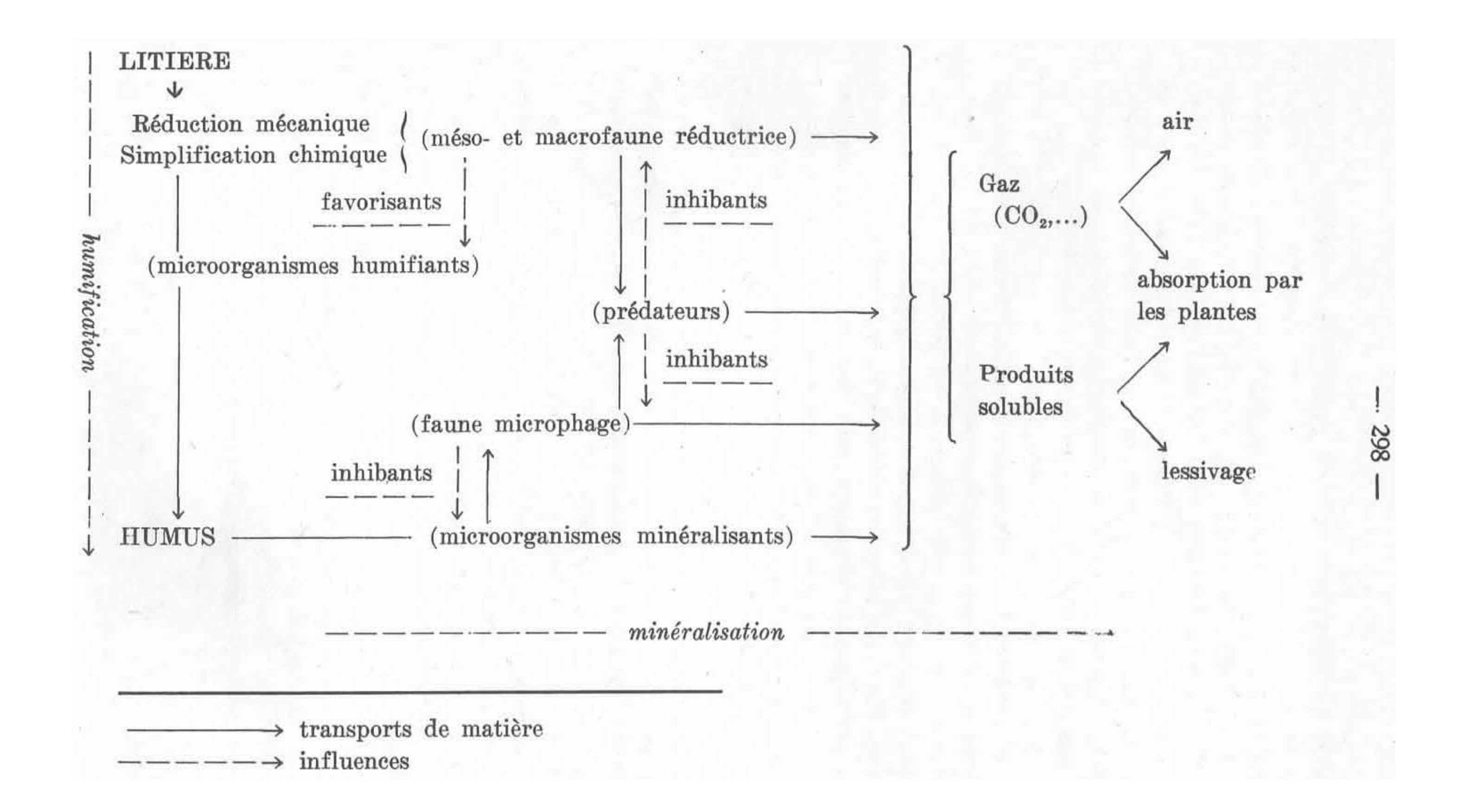
La plupart des animaux du sol participent au transport des microorganismes ainsi que nous l'avons déjà signalé surtout pour les lombrics, mollusques, microarthropodes.

Mais l'effet principal s'opère par l'ingestion de ces microorganismes. Certains peuvent en être favorisés, comme les actinomycètes humifiants le sont par les lombrics, qui, au contraire, inhi-

bent les bactéries destructrices d'humus ; il y a tout lieu de croire que de telles actions sont également effectuées par d'autres animaux, à commencer par les enchytréides. D'autres organismes — et c'est évidemment là ce qui se passe le plus souvent — sont détruits par cette ingestion. Les bactéries peuvent ainsi être digérées par les protozoaires, les nématodes, les rotifères, etc., les champignons par les microarthropodes (surtout les collemboles), certains insectes, etc. Enfin, de nombreux prédateurs attaquent les autres espèces : araignées, chilopodes, gamasides, certains nématodes, etc. ; on pourrait même ajouter ici des organismes très spécialisés comme ces champignons qui capturent et digèrent les nématodes et les protozoaires (DUDDINGTON, 1955 ; PEACH, 1955).

Au total donc, les uns détruisent les microorganismes, les autres au contraire favorisent leur action. Faudrait-il en conclure que ces effets s'annulent ? Certainement pas, et même au contraire les deux effets s'additionnent pour finalement aider à l'humification. On sait en effet (SEKERA, cité par FRANZ, 1954, et HENIN et TURC, 1955) que la présence d'animaux oriente dans une toute autre direction la décomposition de la matière organique ; SEKERA a montré que grâce à la faune l'humification est possible au lieu d'un minéralisation complète et rapide. Celà pourrait s'expliquer comme suit : certains animaux et surtout les réducteurs, favorisent l'activité des organismes humifiants, mais les microphages détruiraient surtout les bactéries minéralisantes. D'autre part, il semble bien que les microphages et les prédateurs augmentent l'activité des populations proies, peut-être en maintenant celles-ci plus jeunes (OVERGAARD, 1949).

Pour terminer, nous voudrions proposer un schéma des principaux processus menant de la litière à l'humus et à la minéralisation, en tenant compte des éléments rassemblés dans les pages qui précèdent, et spécialement des expériences de SEKERA, et de toutes les observations concernant l'influence que les animaux réducteurs ont sur les microorganismes et sur l'humification. En fonction de ces données, nous croyons que l'hypothèse suivante puisse expliquer la décomposition des débris végétaux :



LITIERE
Réduction mécanique
Simplification chimique
(méso- et macrofaune réductrice)
favorisants
inhibants
(microorganismes humifiants)
(prédateurs)
inhibants
(faune microphage)
inhibants
HUMUS
(microorganismes minéralisants)
humification
Gaz
(CO_2,...)
Produits
solubles
air
absorption par
les plantes
lessivage
minéralisation
transports de matière
influences

Nous insisterons sur deux points concernant la valeur de ce schéma. Tout d'abord, il s'agit purement d'une *hypothèse,* et nous ne prétendons nullement qu'il ne soit pas possible d'en faire d'autres meilleures. D'autre part, il est fort incomplet ; il ne signale pas par exemple : les possibilités de prédations successives ; les rentrées de certains produits dans le cycle ; l'influence de certains groupes sur d'autres par des voies indirectes telles que la formation de certains produits toxiques ; que certains microorganismes peuvent être à la fois humifiants et minéralisants ; l'influence d'agents abiotiques (climat, etc.). Mais nous avons voulu nous limiter à l'essentiel pour montrer comment les divers animaux interviennent dans les processus d'humification et de minéralisation et peuvent les favoriser ou les inhiber, par l'intermédiaire de leur action sur les microorganismes.

Tout celà pourrait sembler trop théorique, d'autant plus que c'est basé surtout sur des expériences de laboratoire. Ce point de vue est exact : les confirmations provenant des conditions naturelles sont encore trop peu nombreuses et c'est là une lacune à combler. Cependant, nous voudrions citer un exemple typique d'observation aisée dans notre pays et qui cadre fort bien avec le schéma donné ci-dessus. Dans les bois de pins noirs, il y a presque toujours une litière épaisse et assez faiblement peuplée. Sous cette litière on trouve presque immédiatement le sol minéral : il n'y a pratiquement pas d'humus ; ici encore, la faune est pauvre. Nous basant sur nos conclusions précédentes, nous proposerions l'hypothèse explicative suivante : dans la couche supérieure il n'y a pas assez d'animaux pour réduire la litière qui s'accumule (sa destruction étant peut-être effectuée en partie par des facteurs abiotiques), et pour favoriser la production d'humus. Plus bas, la pauvreté en faune permet une minéralisation rapide par les microorganismes ; peut-être ici aussi y a-t-il intervention de facteurs abiotiques, oxydation directe par exemple. On peut de même expliquer ce qui se produit dans les mulls, les moders, etc.

La faible densité de populations animales dans des cas tels que celui cité ci-dessus est très probablement causée par des facteurs externes : c'est à eux que nous consacrerons le chapitre suivant, ce qui nous permettra d'envisager alors dans quelle mesure les connaissances sur la faune du sol aideront à résoudre certains problèmes, et comment il faut s'y prendre dans ce but.

III. — INFLUENCE DU MILIEU SUR LA FAUNE

Parmi les facteurs qui influencent la composition et la densité de la faune, trois ont fait l'objet d'études plus nombreuses ; ce sont : le peuplement végétal, le microclimat régnant dans le sol, et la nature chimique du substrat (litière).

1. Peuplement végétal

On peut dire que tous ceux qui, dans leurs recherches, ont eu l'occasion de comparer différentes forêts, ont constaté des différences dans leurs faunes ; non seulement cela a-t-il été observé lors de la comparaison de bois très dissemblables (feuillus et conifères par exemple) mais c'est aussi le cas pour des bois indentiques par l'espèce principale — par exemple pour une hêtraie — mais ayant des âges ou des sous-végétations différentes. La moindre variation du couvert végétal amène une modification de la faune (citons parmi de nombreuses références : BORNEBUSCH, 1930 ; SCHALLER, 1949 et 1951 ; FORSSLUND, 1943 ; GALOUX, 1953 ; FRANZ, 1950 a ; OVERGAARD, 1949 ; VOLZ, 1951 et 1954 ; VARGA, 1933, etc.).

Une partie de l'influence que le sol a, s'exerce par l'intermédiaire de la végétation qu'il porte et conditionne dans une certaine mesure.

2. Microclimat du sol

De nombreuses recherches ont été faites sur les facteurs microclimatiques. Les travaux en laboratoire et sur le terrain se sont largement complétés. Il en ressort que l'humidité, la température, l'éclairement, et la variabilité de ces facteurs, exercent une action très sensible sur les animaux. De nombreux exemples sont cités par KÜHNELT (1950). Nous signalerons au hasard les travaux suivants : AGRELL (1941) a étudié soigneusement l'écologie des collemboles ; WEIS-FOGH (1948) a montré que dans une prairie en pente, présentant donc un gradient d'humidité, la faune différait totalement d'une extrémité à l'autre ; GISIN (1956) a observé des différences importantes entre des composts placés dans des conditions à peine différentes ; etc.

3. Nature chimique du substrat nutritif

La nourriture semble avoir une influence très marquée sur la composition de la faune et sur son degré d'activité. Ainsi, on sait que le calcium est nécessaire à la présence de certains groupes ou espèces : lombrics, diplopodes, mollusque, par exemple ; il peut être utilisé pour neutraliser l'acidité dans le système digestif (lombrics) ou la formation de revêtements épidermiques. D'autres éléments s'avèrent également nécessaires à l'un ou l'autre point de vue. Mais il nous semble particulièrement intéressant d'exposer en détail une série d'observations portant sur la relation entre la nature chimique du substrat et la quantité de nourriture mangée. WITTICH (1943) a constaté une corrélation inverse entre le rapport C/N et la vitesse de décomposition d'une litière. WILSON et STAKER (1932) ont trouvé une relation entre le calcium et le rapport C/N de tourbes. On sait que la décomposition de la litière est favorisée par une teneur en calcium plus élevée (LYFORD, 1943 ; WITTICH, 1943 et 1952 ; LOSSAINT, 1951). CHANDLER (1939) a mis en évidence une corrélation entre la teneur en calcium des feuilles à maturité, et la valeur de divers arbres comme formateurs de mulls. JOHNSTON (1936) et LYFORD (1943) ont observé une relation positive entre la teneur en calcium et la quantité mangée par les lombrics et myriapodes. Enfin, il y a une corrélation inverse entre le rapport C/N et la quantité ingérée par les collemboles (DUNGER, 1956), les mollusques et les lombrics (LINDQUIST, 1941 a, b). De cet ensemble on peut tirer les règles suivantes : les litières riches en calcium, à rapport C/N faible (c'est-à-dire à teneur élevée en azote), seront mangées plus activement par les animaux et tendent à fournir un mull. Dans les conditions inverses, l'activité de la faune est faible, l'humus formé est mauvais ou en faible quantité.

*

* *

En dehors de ces trois influences que nous avons illustrées par quelques exemples, d'autres encore existent telles que : le degré de décomposition de la litière, la teneur en humidité, etc., chaque espèce ayant ses préférences à ce sujet. D'autre part, les micro-organismes aussi bien que les animaux sont soumis à l'action de tous ces facteurs externes.

Enfin, nous voudrions souligner l'interdépendance existant entre le sol, le type de forêt qui peut y croître (surtout pour les forêts naturelles), le microclimat régnant dans le sol, la nature chimique de la litière et de l'humus, les microorganismes et les animaux. Si l'on peut affirmer qu'aucun de ces facteurs ne détermine tous les autres, on peut aussi affirmer que chacun dépend de l'ensemble de ces autres. Cependant, il est possible d'en influencer un assez aisément : c'est la forêt elle-même, dont la composition a une grande importance pour les organismes qui peuplent son sol, et ainsi sur l'humus : par cette voie, on peut arriver à modifier cet humus et, par là, la croissance des arbres.

IV. — CONCLUSIONS

Au terme de cette revue des connaissances actuelles sur l'action de la faune du sol, nous voudrions dégager particulièrement deux conclusions : d'une part, examiner en quoi ces recherches peuvent avoir un intérêt pour le biologiste praticien, ce qu'il peut en attendre, et d'autre part signaler quelques-unes des lacunes importantes subsistant encore, et voir dans quelles directions pourraient s'orienter les recherches futures.

1. Possibilités d'applications pratiques

Les recherches sur la faune du sol permettent certainement d'aborder d'intéressants problèmes de physiologie animale, de dynamiques de populations, de morphologie comparée, bref, de tous les domaines de la recherche scientifique en biologie. Mais nous voudrions examiner en particulier ce que le praticien peut en attendre.

Deux questions différentes peuvent être abordées.

D'une part, il est certain que la faune du sol permet de caractériser un sol; parfois même elle peut mettre en évidence des différences que les méthodes courantes de la chimie ou de la physique ne décèlent pas; la faune peut aussi, par ses réactions très rapides, indiquer l'apparition d'une modification de son milieu, avant que d'autres méthodes ne le puissent; nous avons cité des exemples à ces sujets dans l'introduction. Pour pouvoir étudier un sol

par cette méthode, il faut connaître les espèces animales dites « caractéristiques » (en réalité elles le sont presque toutes, même les plus nombreuses), et surtout, les conditions qui déterminent l'abondance de ces espèces, en d'autres mots, leurs exigences.

L'autre question est celle de la qualité et de l'amélioration des sols. Pour résoudre les problèmes qui peuvent se poser dans ce domaine, il faut connaître les espèces qui sont les plus importantes pour la bonne décomposition des débris végétaux et l'humification, déterminer les conditions de leur présence, et connaître leur activité si possible en détail. On pourra dès lors essayer de les favoriser, de préférence par les méthodes sylviculturales normales (composition de la forêt,...). Enfin, on pourra contrôler l'effet des mesures prises par les variations induites dans la faune. En exemple de ces vues, nous pourrions proposer ceci : on sait que la circulation de la matière doit être accélérée, et en particulier pour les éléments minéraux qui constituent souvent un facteur limitant pour la croissance des arbres ; d'autre part, il a été observé que les feuilles à faible rapport C/N se décomposent aisément, car elles sont plus rapidement attaquées par les animaux. On pourra donc proposer au forestier l'introduction d'arbres ou buissons ayant de telles feuilles, ce qui accélérerait la circulation des éléments, en particulier dans les monocultures de conifères (pin noir, pin sylvestre, mélèze, etc.). Il serait fort intéressant de contrôler cette hypothèse basée sur les connaissances concernant la faune du sol.

En tout cas, il ressort que ces différents problèmes requièrent une somme assez importante de connaissances : il faudrait connaître les espèces principales et les espèces caractéristiques. Pour les unes et les autres, il faut déterminer l'action et les exigences. Nous verrons maintenant où l'on en est dans ces recherches.

2. Lacunes actuelles et recherches futures

Il en est, pour la faune du sol, comme pour tout autre domaine en science : plus on progresse, plus on trouve des lacunes dans nos connaissances. Mais dans un cadre donné, il faut savoir se contenter de données incomplètes dès qu'elles suffisent à résoudre les problèmes posés.

Ainsi, dans le cadre assigné ci-dessus aux recherches sur la

faune du sol, on peut estimer que les connaissances accumulées sur l'influence du microclimat sont déjà bien nombreuses : on s'en persuadera aisément par la lecture du travail de KÜHNELT (1950) qui s'est beaucoup intéressé à ce point de vue. Par contre, l'influence des agents biotiques et de la composition de la litière est malheureusement encore fort mal connue, sauf dans les très grandes lignes (d'ailleurs trop générales pour être réellement utiles). Ainsi, il y aurait lieu de déterminer les préférences alimentaires d'au moins quelques groupes ; les microarthropodes conviennent bien à ce travail, et se sont souvent avérés fort spécialisés lors d'études préliminaires : c'est un point à approfondir. Sans doute, certaines méthodes modernes, comme l'emploi de radio-isotopes aideraient-elles beaucoup à l'obtention rapide de résultats. Elles seraient aussi fort efficaces dans les recherches sur un autre point où règne une obscurité presque totale : l'influence chimique des animaux (et des microorganismes associés) sur leur nourriture. En résumé, le domaine qualitatif est encore à explorer activement, tant pour les exigences des animaux que pour leur action.

Dans le domaine de l'estimation quantitative des populations, il en va tout autrement. Durant ces dernières années, de sérieux progrès ont été accomplis et différentes recherches sont entreprises un peu partout, qui permettent de prévoir que, dans un avenir prochain, la situation deviendra satisfaisante. Nous avons pu, dans le premier chapitre, citer d'assez nombreux chiffres sur les densités de population : c'est la preuve que maints travaux ont déjà été réalisés dans ce sens. Les méthodes de numération sont en général assez bien connues, et si, pour certains groupes, les données font défaut, c'est bien souvent par manque de spécialistes. Mais le quantitatif pur doit se compléter par des connaissances sur l'activité des animaux envisagés ; car on ne peut de toute évidence assimiler un protozoaire à un lombric : il faut aller au-delà de cette donnée purement numérique. Cette dernière voie de recherches, où il y a beaucoup à faire, devra donc comporter deux aspects : d'une part, il faudrait pour chaque espèce (ou groupe) connaître l'activité métabolique propre, par exemple par l'intensité respiratoire. En dehors de BORNEBUSCH (1930) et OVERGAARD (1949) il n'y a pratiquement pas de renseignements, et encore ceux du premier seraient-ils à revoir en partie. D'autre part (et ceci est en fait plus important pour la pratique), l'action exercée sur

son milieu par chaque espèce est aussi à connaître. On peut, par exemple, déterminer la quantité de nourriture absorbée par unité de temps; des chiffres existent déjà à ce sujet — nous les avons exposés et utilisés ci-dessus — mais leur précision est encore très faible : aucune donnée n'existe, par exemple, sur les activités à différentes températures; en outre, nos connaissances se bornent uniquement à quelques espèces qui ne sont pas toujours les plus intéressantes. Enfin, une meilleure approche du problème consisterait à rechercher la quantité totale de substrat influencée par l'animal : nous voulons désigner par là non seulement la matière mangée, mais encore celle fragmentée, ou transportée, ou tuée, etc.

Sans doute, cet aperçu sommaire insiste-t-il beaucoup sur les lacunes dans nos connaissances. Mais on a vu, dans les pages qui précèdent, qu'il y a quand même un acquis de base très important, et qui suffit à nous permettre de voir déjà quelles sont les possibilités d'application des recherches sur la faune du sol : cette science est donc prête à aider le praticien à résoudre ses difficultés. Nous sommes persuadés que les progrès qui seront réalisés dans les quelques années à venir confirmeront définitivement cette affirmation.

RESUME

Pour chaque groupe d'animaux habitant le sol, les données quantitatives et le régime alimentaire sont d'abord examinés. Une estimation approximative pour les nombres, poids, et consommations d'oxygène dans deux types de sols forestiers, est résumée dans le tableau à la page 285. Il apparaît que la respiration annuelle nécessite un poids d'aliments égal à peu près à la quantité de litière fournie en un an par les parties aériennes des arbres et autres plantes forestières.

Ensuite une hypothèse est proposée pour expliquer le rôle de la faune dans la décomposition des débris végétaux. Malgré la diversité des régimes alimentaires (saprophagie, microphagie, phytophagie, prédation, etc.) le résultat de l'activité des animaux semble être le suivant : considérées du point de vue chimique, l'humification et la minéralisation seraient accomplies surtout par les microorganismes, mais ce seraient les animaux qui prépareraient le substrat, par sa fragmentation et son mélange, par diverses modifications physiques et chimiques, et par influence directe sur les microorganismes. Ceux-ci se trouveraient placés dans les meilleures conditions pour leur activité.

La faune est influencée par certains facteurs externes dont trois sont étudiés : peuplement végétal, microclimat du sol, et composition chimique des aliments; par le premier d'entre eux, aisément influençable par l'homme, il est possible de modifier la faune et donc la qualité de la matière organique du sol (humus) pour favoriser la croissance des végétaux.

En conclusion sont examinées les possibilités d'application des recherches sur la faune du sol, soit en vue de caractériser sa qualité, soit pour l'améliorer; ensuite, quelques lacunes importantes dans les connaissances sont soulignées, et quelques recherches souhaitables sont citées.

SAMENVATTING

De kwantitatieve gegevens en het voedselregime van iedere groep bodemdieren werden nagegaan. Een benaderende schatting wat het aantal, het gewicht en het zuurstofverbruik betreft, voor twee types bosgronden, werd samengevat in de tabel op bladz. 285. Het blijkt dat het jaarlijks zuurstofverbruik een gewicht aan voedsel eist dat bijna gelijk is aan de hoeveelheid plantaardige produkten, die in één jaar verschaft worden door het bovengrondse gedeelte van bomen en andere bosplanten.

Daarna wordt een hypotese voorgesteld om de rol van de fauna te verklaren in de vertering van de plantenresten. Niettegenstaande de verscheidenheid van het voedselregime (sacrophages, microphages, phytophages, predatoren, enz.) schijnt het uiteindelijk resultaat van de dierlijke aktiviteit het volgende : vanuit chemisch standpunt gezien zou de humusvorming en de mineralisatie het werk zijn van de mikroorganismen, maar het zouden de dieren zijn die het substratum voorbereiden door het splitsen en het mengelen, door verschillende physische en chemische veranderingen, en door rechtstreekse invloed op de mikroorganismen. Deze laatste bevinden zich aldus in de meest geschikte voorwaarden voor hun bedrijvigheid.

De fauna wordt door zekere uitwendige faktoren beïnvloed; drie ervan werden bestudeerd : de vegetatie, het mikroklimaat van de grond en de chemische samenstelling van het voedsel. Dank zij de eerste faktor, die gemakkelijk door de mens kan beïnvloed worden, is het mogelijk de fauna en dus ook de kwaliteit van de organische grond te wijzigen om de plantengroei te bevorderen.

Tenslotte werden de mogelijkheden onderzocht die het fauna-onderzoek biedt, hetzij om de hoedanigheid van de bodem te bepalen, hetzij om hem te verbeteren. Uiteindelijk werd er op enkele belangrijke leemten gewezen en werden enige wenselijke opzoekingen geciteerd.

SUMMARY

Quantitative data and food preferences are established for each group of soil inhabiting animals. In the table of page 285, estimations of numbers of animals, weights and respiratory activity in two types of forest soils are compared. Annual respiration seems to need a quantity of nutrients about equal to the litter shed annually by the trees and other plants.

A hypothesis is then proposed to explain the part taken by the fauna in the decomposition of the litter. Notwithstanding the variety of nutrient preferences, such as saprophagy, microphagy, phytophagy, predation, etc., het result seems to be the following. Humification and mineralisation seem to be due, for the most part, to the microflora; but the animals seem to be necessary to the preparation of the litter for the action of the microflora, by its fragmentation and mixing, also by the chemical and physical changes due to the action of the animals and lastly, by the direct influence of the latter on the microflora. It seems that the animals improve the action of the microflora.

Three of the external factors exerting their influence on the fauna have been studied: the nature of plant cover, the soil microclimate and the chemical components of the nutrient substrate; by modifying the first of these factors, one can exert an influence on the fauna and, through this, modify the quality of the soil organic matter (humus) and thus favor the development of the plants.

Lastly the possibilities of application of these researches on the soil fauna are discussed and new lines of research suggested.

ZUSAMMENFASSUNG

Für jede Gruppe von Bodentieren sind die quantitativen Angaben und das Nährregime untersucht worden. Eine approximative Schätzung für die Anzahl, das Gewicht, und den Sauerstoffverbrauch in zwei Typen von Waldböden, wurde im Tableau seite 285 zusammengefasst. Anscheinlich benötigt der jährliche Sauerstoffverbrauch einen Nährgewicht von ungefähr gleicher Grösse als die Quantität von Vegetationsabfälle die in einem Jahr von den oberirdischen Teilen der Bäume und andere Waldpflanzen geliefert werden.

Nachher haben wir eine Hypothese vorgestellt für die Rolle der Fauna in der Laubstreuzersetzung zu erklären. Ungeachtet der sehr abwechselnden Nährregimen (Saprophagen, Mikrophagen, Phytophagen, Rauber, u.s.w.) scheint nur die nachherigen Leistung zu folgen. In dem chemischen Gesichtspunkt sollten die Humus-

bildung und die Mineralisierung besonders durch Mikroorganismen bewirkt sein, aber die Tiere sollten den Substrat zubereiten, durch seine Verkleinerung und seine Mischung, durch mehrere physischen und chemischen Änderungen, und durch direkten Einfluss auf die Mikroorganismen. Diese sollten auf diese Weise in der Lage sein am besten zu wirken.

Die Fauna wird durch verschiedene äusseren Faktoren beeinflusst, wovon drei untersucht worden sind : Vegetationsbestand, Mikroklima des Bodens, und chemische Zusammensetzung des Nährbodens ; mittels des ersten Faktors, der sehr leicht durch den Mensch beeinflusst werden kann, ist es möglich die Fauna und also die Qualität des organischen Bodens (Humus) zu änderen, um den Wachstum der Pflanzen zu begünstigen.

Schliesslich wurden die Anwendungsmöglichkeiten der Faunauntersuchungen studiert, entweder zur Bestimmung der Qualität oder zur Verbesserung des Bodens. Nachher sind einige belangreiche Lücken betont und einige wünschliche Untersuchungen angeführt worden.

BIBLIOGRAPHIE

AGRELL, I., 1941 : *Zur Oekologie der Collembolen.* Opuscula Entomologica, Supplem. 3, 1-236.

ANSTETT, A., 1951 : *Sur l'activation macrobiologique des phénomènes d'humification.* Compt. Rend. Acad. Agric., France, 37, 262-264.

BAIR, T. D., 1955 : *The oxygen consumption of Rhabditis strongyloides and other nematodes related to oxygen tension.* Journ. Parasitol., 41 (6), 613-623.

BAKHTIN, P. U. et POLSKI, M. N., 1950 : (Le rôle des vers de terre dans la formation de la structure de sols podzolisés). Pochvovedenie, 487-491.

BALUEV, V. K., 1950 : (Les vers de terre des principaux types de sol de la région d'Ivanov). Pochvedenie, 219-227.

BERLESE, A., 1905 : *Apparecchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli artropodi.* Redia, 2, 85.

BIRCH, L. C. et CLARK, D. P., 1953 : *Forest soil as an ecological community, with special reference to the fauna.* Quart. Rev. Biol., 28/1, 13-36.

BLANK, E. S. et GIESEKE, F., 1924 : *Ueber den Einfluss der Regenwurmer auf die physikalischen und biologischen Eigenschaften des Bodens.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk., B. 3, 198-210.

BLOWER, J. G., 1955 : *Millipedes and Centipedes as soil animals.* Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 138-150.

BLOWER, J. G., 1956 : *Some relations between millipedes and the soil.* VI[e] Congr. Int. Sci. du Sol, Paris, Vol. C, 169-175.

BORNEBUSCH, C. H., 1930: *The fauna of forest soil.* Det Forslige Forsøgsvaesen i Danmark, Vol. 11.

BORNEBUSCH, C. H., 1950: *Soil fauna and its importance in soil type formation.* Trans. 4th Int. Congr. Soil Sci., I, 173-184.

BRADE-BIRKS, S. G., 1929 et 1930: *Notes on the myriapoda 33. The economic status of the Diplopoda and Chilopoda and their allies.* J. S. - E. Agr. Coll., Wye, 26, 178-216, et 27, 102-146.

BRAUNS, A., 1954 a: *Die Beteiligung bodenlebender Zweiflüglerlarven an der Bildung coprogener Humuselementen.* Zeitschr. angew. Zool., 3, 233-241.

BRAUNS, A., 1954 b: *Terricole Dipterenlarven.* Bd. I, Göttingen (Ed. Musterschmidt).

BRETSCHER, K., 1904: *Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz.* Biol. Zentralbl., 24, 501-513.

BROWN, W. L., 1954: *Collembola feeding upon Nematodes.* Ecology, 35 (3), 421.

CHADWICK, L. C. et BRADLEY, J., 1948: *An experimental study of the effects of earthworms on crop production.* Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 51, 552-562.

CHANDLER, R., 1939: *The calcium content of the foliage of forest trees.* Mem. Cornell. Univ. Agric. Exp. Stat., 228, 1-15.

COLE, L. C., 1946: *A study of the cryptozoa of an Illinois woodland.* Ecol. Monogr., 16/1, 49-86.

CUTLER, D. W. et CRUMP, L. M., 1935: *Problems of soil microbiology.* London.

CUTLER, D. W., CRUMP, L. M. et SANDON, H., 1923: *Quantitative investigation of bacterial and protozoan populations of the soil.* Phil. Trans. Roy. Soc., London, B., 211, 317-350.

DARWIN, Ch., 1840: *On the formation of mould.* Trans. of Geological Soc., Vol. 5.

DARWIN, Ch., 1881: *The formation of vegetable mould through the action of worms.* London.

DAWSON, R. C., 1948: *Earthworm microbiology and the formation of water-stable soil aggregates.* Proc. Soil Sci. Soc. Amer., 12, 512-516.

DAY, G. M., 1950: *Influence of earthworms on soil microorganisms.* Soil Sci., 69, 175-184.

DEMOLON, A., 1948: *Dynamique du sol.* Paris (Ed. Dunod).

DOBERS, E., 1915: *Biologie der Bdelloïden.* Biolog. Supplem. z. Intern. Rev. Hydrobiol., 7e série, 1-128.

DOEKSEN, J., 1948: *Aardwormen.* Maandbl. Landb. Voorl. D., 113.

DOEKSEN, J., 1954: *De rol van het dierenleven bij het omzetten van de organische stof in de grond.* Landbouwk. Tijdschr., 66, 301-304.

DONNER, J., 1952: *Premier aperçu sur la faune des rotifères de quelques sols humiques.* Ecologie (Colloques Int. du C.N.R.S., Paris 1950), 100-101.

DOTTERWEICH, H., 1933: *Die Kalkdrüsen des Regenwurms.* Pflüger's Arch. Ges. Physiol. Mensch. u. Tiere, 232, 263-268.

DUDDINGTON, C. L., 1955: *Inter-relations between soil microflora and soil nematodes.* Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 284-301.

DUDICH, E., BALOCH, J. et LOKSA, I., 1952: *Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldböden.* Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 3/3, 295-317.

DUNGER, W., 1956: *Untersuchungen über Laubzersetzung durch Collembolen.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., 84, 75-98.

EATON, T. H., 1943: *Biology of the mull-forming millipede Apheloria coriacea.* Amer. Midland Nat., 29, 713-723.

EVANS, A. C., 1948: *Studies on the relationships between earthworms and soil fertility.* II. *Some effects of earthworm on soil structure.* Ann. Appl. Biol., 35, 1-13.

EVANS, A. C. et Mc L. GUILD, W. J., 1948: *Studies on the relationship between earthworms and soil fertility.* V. *Field populations.* Ann. Appl. Biol., 35, 485-493.

FINK, A., 1952: *Oekologische und bodenkundliche Studien über die Leistungen der Regenwürmer für die Bodenfruchtbarkeit.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk., 58 (103). 120-145.

FORSSLUND, K. H., 1938: *Bidrag Till kännedomen om djurlivets i marken inverkan på markomvandlingen.* I. *Om några hornkvalsters (oribatiders) näring.* Meddel. Statens Skogsförsökanstalt, 31, 87-107.

FORSSLUND, K. H., 1943: *Studier över det lägre djurlivet i Nordsvensk skogsmark.* Meddel. Statens Skogsförsöksanstalt, 34/1, 1-283.

FORSSLUND, K. H., 1948: *Något om insamlingsmetodiken vid markfaunaundersökningar.* Meddel. Statens Skogsförsökanstalt, 37/7, 1-22.

FRANZ, H., 1941: *Untersuchungen über die Bodenbiologie alpiner Grünland- und Ackerböden.* Forschungsdienst, 11, 355-368.

FRANZ, H., 1950 a: *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege.* Berlin (Akademie Verlag).

FRANZ, H., 1950 b: *Etat de nos connaissances sur la microfaune du sol.* Ecologie (Colloques Int. du C.N.R.S., Paris 1950), 81-92.

FRANZ, H., 1951: *Ueber die Bedeutung terricoler Kleintiere für den Stickstoff- und Humusaushalt des Bodens.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk., 55, 44-52.

FRANZ, H., 1954: *Sur l'importance de l'équilibre des biocénoses terricoles pour la fertilité des sols.* C.R. V[e] Congrès Int. Sci. Sol., Léopoldville, III/23. 126-131.

FRANZ, H., 1956 a: *Aufgaben der Bodenzoologie im Rahmen der Bodenwissenschaften und Voraussetzungen für ihre Erfüllung.* C.R. VI[e] Congrès Int. Sci. Sol, Paris, Vol. C, 81-86.

FRANZ, H., 1956 b: *Die Leistungen der Bodenorganismen für die Bodenfruchtbarkeit.* Studium Generale, 9/1, 24-31.

FRANZ, H. et LEITENBERGER, L., 1948: *Biologisch-chemische Untersuchun-*

gen über *Humusbildung durch Bodentiere*. Österreich. Zool. Zeitchr., 1/5, 498-518.

FRÖMMING, E., 1956 : *Quantitative Untersuchung über die Bedeutung bodenbewohnender Landschnecken für den Abbau des Fallaubes*. Biol. Zentralbl., 75 (11/12), 705-711.

GALOUX, A., 1953 : *La chênaie sessiliflore de Haute Campine*. Trav. Stat. de Rech. de Groenendaal, Série A, n° 8.

GAST, P. R., 1937 : *Contrast between the soil profiles developed under pines and hardwood*. Journ. Forest, 35, 11-16.

GHILAROV, M. S., 1956 : *Significance of the soil fauna studies for the soil diagnostics*. C.R. VIe Congrès Int. Sci. Sol, Paris, Commun. russes, III, 55-60.

GISIN, H., 1943 : *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels*. Rev. Suisse Zool., 50/4, 131-224.

GISIN, H., 1956 : *L'évolution du peuplement des Collemboles dans deux tas de feuilles compostés dans des conditions différentes*. C.R. VIe Congrès Int. Sci. Sol, Paris, Rapports, Vol. C, 11-14.

GRANDJEAN, F., 1948 : *Sur l'élevage de certains oribates en vue d'obtenir des clones*. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 2e Série, 20, 450-548.

GRANDJEAN, F., 1950 : *Observations éthologiques sur Camisia segnis et Platynothrus peltifer*. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 2e Série, 22, 224-231.

Mc L. GUILD, W. J., 1955 : *Earthworms and soil structure*. Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 83-98.

GUNHOLD, P., 1954 : *Vergleichende bodenzoologische Untersuchungen an Wald-, Wiesen- und Ackerböden im pannonischen Klimagebiet*. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk., 66, 19-29.

GURIANOVA, O. Z., 1940 : (L'effet des vers de terre et d'engrais organiques sur la formation de la structure). Pochvovedenie, 94, 99-107.

HANDSCHIN, E., 1929 : *Urinsekten oder Apterygota*. Tierwelt Deutschlands, 16. Teil, Jena (Ed. Fischer).

HANDSCHIN, E., 1940 : *Diplura und Thysanura*, dans : Biol. der Tiere Deutschlands, von P. Schulze, 45, T. 25.

HARTMANN, F., 1952 : *Forstökologie*. Wien (Ed. Fromme).

HENIN, St., et TURC, L., 1955 : *Etude des formes de la matière organique dans les sols*. Zeitschr. Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenk., 69, 94-97.

HEYMONS, R., 1923 : *Der Einfluss der Regenwürmer auf Beschaffenheit und Ertragsfähigkeit des Bodens*. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk., 98-129.

HOPP, H. et SLATER, C. S., 1948 : *Influence of earthworms on soil productivity*. Soil Sci., 66, 421-428.

HOPP, H. et SLATER, C. S., 1949 : *The effect of earthworms on the productivity of agricultural soils*. J. Agric. Res., 78, 325-339.

HOPPE-SEYLER, F., 1889: *Ueber Huminsubstanzen, ihre Entstehung und ihre Eigenschaften*. Zeitschr. Physiol. Chem., 13, 66-121.

HORVÁTH, J., 1950: *Contributions to studies on soil protozoa of the Ciliata group, with special regard to their adaptation to soil conditions*. Magyar Biol. Kutatóintézet Evk., 19, 151-162.

HUTCHINSON, S. A. et MUSTAPHA KAMEL, 1956: *The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi*. Journ. Soil Sci., 7/2, 213-218.

JACOT, P. A., 1936: *Spruce litter reduction*. Canadian Ent., 68, 31.

JAHN, E., 1951: *Bodentiereuntersuchungen in den Flugsandgebieten der Marchfeldes*. Zeitschr. angew. Ent., 32, 208-274.

JEGEN, C., 1920: *Die Bedeutung der Enchytraeiden für die Humusbildung*. Landw. Jahrb. Schweiz., 34, 55-71.

JOHNSTON, J., 1936: *The macrofauna of soils as affected by certain coniferous and hardwood types of the Harvard Forest*. Harvard University.

KOLLMANNSPERGER, F., 1934: *Die oligochaeten des Bellinchengebietes eine ökologische, ethologische und tiergeographische Untersuchung*. Berlin (Dissertation), 114 p.

KONONOVA, M. M. et ALEXANDROVA, I. V., 1956: *La biochimie des processus de formation des matières humiques*. C.R. VI[e] Congrès Int. Sci. Sol, Paris, Rapports, Vol. C., 133-137.

KOSTYTCHEV, P., 1886: *Soils of the chernozen region of Russia, their origin, composition and properties*. St. Petersburg.

KUBIENA, W. L., 1941: *Die Bodentypenlehre und ihre praktische Bedeutung*. Wiener Landwirtschaftl. Zeitung, n[os] 48, 49, 51.

KUBIENA, W. L., 1943 a: *Beiträge zur Bodenentwicklungslehre: Entwicklung und Systematik der Rendzinen*. Bodenk. u. Pflanzenernähr., 29 (74), 108-119.

KUBIENA, W. L., 1943 b: *Die mikroskopische Humusuntersuchung*. Zeitschr. f. Weltforstwirtschaft, 10, 387-410.

KUBIENA, W. L., 1955: *Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms*. Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 73-82.

KÜHNELT, W., 1950: *Bodenbiologie*. Wien (Ed. Herold).

LAATSCH, W., 1948: *Untersuchungen über die Bildung und Anreicherung von Humusstoffen*. Beitr. Agrarwiss., 3, 3-23.

LAATSCH, W., BAUER, I. et BIENEK, O., 1950: *Die Bildungsweise der Huminsaüren*. Landw. Forsch., Bd. 2, H. 1, 38-50.

LINDQUIST, B., 1941 a: (Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Landmollusken für die Zersetzung der Waldstreu). Kgl. Fysiogr. Sällskapets Lund Förhand, 11, 144-156.

LINDQUIST, B., 1941 b: (Untersuchungen über die Bedeutung einiger skandinavischer Regenwürmer für die Zersetzung der Laubstreu und für die Struktur der Mullerde). Svenska Skogsvardsförenigens Tidskrift, 39/3, 179-242.

LOSSAINT, P., 1951: *Influence de la composition chimique des litières forestières sur leur vitesse de décomposition*. Ann. Agron., 6, 803-817.

LUNT, H. A. et JACOBSON, G. M., 1944 : *The chemical composition of earthworm casts.* Soil Sci., 58, 367-375.

LYFORD, W. H., 1943 : *The palatability of freshly fallen forest tree leaves to millipedes.* Ecology, 24/2, 252-261.

MACFADYEN, A., 1952 : *The small Arthropods of a Molinia-fen at Cothill.* Journ. Anim. Ecol., 21, 87-117.

MACNAMARA, C., 1924 : *The food of Collembola.* Canadian Ent., 56, 99-105.

MAILLARD, L. C., 1916 et 1917 : *Synthèse des matières humiques par action des acides aminés sur les sucres réducteurs.* Ann. Chim. Phys., 5, 258-317 et 7, 113-152.

MANGOLD, O., 1951 : *Experimente zur Analyse des chemischen Sinns des Regenwurms.* I. *Methode und Verhalten zu Blättern von Pflanzen.* Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 62/4, 441-512.

MEYER, L., 1943 : *Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus- und Bodenbildung.* Bodenk. u. Pflanzenernähr., Bd. 29 (74), 119-140.

MIHELČIČ, F., 1953 : *Contribucion al conocimiento de los tardigrados con especial consideracion de los tardigrados de Osttirol.* An. Edafol. y Fisiol. Veg., 12/3, 243-274 et 12/5, 431-479.

MIHELČIČ, F., 1954 : *Contribucion al conocimiento de los tardigrados de España.* An. Edafol. y Fisiol. Veg., 13, 103-109.

MÜLLER, P. E., 1887 : *Studien über die natürlichen Humusformen.* Berlin (Ed. Springer).

MURPHY, P. W., 1952 : *Soil faunal investigations.* Forestry Commiss., Report on Forest Res. for year ending May 1951, 130-134.

MURPHY, P. W., 1953 : *The biology of forest soils with special reference to mesofauna or meiofauna.* Journ. Soil Sci., 4, 155-193.

MURPHY, P. W., 1955 : *Ecology of the fauna of forest soils.* Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 99-124.

NASIR, S. M., 1923 : *Some preliminary investigations on the relationship of Protozoa to soil fertility with special reference to nitrogen fixation.* Ann. Appl. Biol., 10, 122-123.

NOORDAM, D. et VAN DER VAART-DE VLIEGER, S. H., 1943 : *Een onderzoek naar samenstelling en beteekenis van de fauna van eikenstrooisel.* Meded. Inst. Toegep. Biol. Onderz. in Natuur, 2, 2-24, et : Ned. Bosbouw Tijdschr., 16, 470-492.

O'CONNOR, F. B., 1955 : *Extraction of Enchytraeid worms from a coniferous forest soil.* Nature, 175 (4462), 815-816.

ÖDEN, S., 1919 : *Die Huminsäuren.* Kolloidchem. Beihefte, 11, 75-260.

OVERGAARD, C. N., 1948 a : *An apparatus for quantitative collecting of nematodes and rotatorians from soil and moss.* Natura Jutlandica, 1, 271-277.

OVERGAARD, C. N., 1948 b : *Studies on the soil microfauna.* I. *The moss inhabiting nematodes and rotifers.* Publ. Soc. Sci. Lettr. d'Aarhus, Série Sci Nat., I, 7-98.

OVERGAARD, C. N., 1949: *Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes.* Natura Jutlandica, Vol. 2.

OVERGAARD, C. N., 1955: *Studies on Enchytreidae. 2. Field studies.* Natura Jutlandica, Vol. 4.

PEACH, M., 1955: *Soil fungi that prey on protozoa.* Soil Zoology, London (Ed. Butterworth), 302-310.

PONOMAREVA, S. I., 1950: (Le rôle des vers de terre dans la création d'une structure stable dans les rotations de prairies artificielles). Pochvovedenie, 476-486.

PONOMAREVA, S. I., 1952: (L'influence de l'activité des vers de terre sur la minéralisation des résidus végétaux). Pochvovedenie, 727-732.

PONOMAREVA, S. I., 1953: (L'effet de l'activité des vers de terre sur la création d'une structure stable dans un « sod-podzolized soil »). Trudy Pochv., Inst. Dokuchaeva, 41, 304-378.

PSCHORN-WALCHER, H., 1951: *Die Bedeutung der Tierwelt für den Lebenshaushalt des Waldes.* Allgem. Forstzeitschr., 6.

RIHA, G., 1951: *Zur Oekologie der Oribatiden in Kalksteinböden.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., 80, 407-450.

ROMELL, L. G., 1935: *An example of myriapods as mull formers.* Ecology, 16, 67-71.

RUSCHMANN, G., 1953: *Ueber Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. 4. Die symbiotischen und antibiotischen Regenwurm-Actinomyzeten.* Zeitschr. Acker- und Pflanzenbau, 97, 101-114.

RUSSELL, J., 1923: *The microorganisms of the soil.* London.

SAUSSURE, Th., DE, 1804: *Recherches chimiques sur la végétation.* Paris.

SCHAERFFENBERG, B., 1950: *Untersuchungen über die Bedeutung der Enchytraeiden als Humusbildner und Nematodenfeinde.* Zeitschr. Pflanzenkrank. u. Pflanzenschutz, 57, 183-191.

SCHALLER, F., 1949: *Zur Oekologie der Collembolen in Kalksteinböden.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., Bd. 78/3, 263-293.

SCHALLER, F., 1950: *Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., Bd. 78, 506-525.

SCHALLER, F., 1951: *Zur Oekologie der Collembolen des Mainzer Sandes.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., Bd. 79, 449-513.

SCHIMITSCHEK, E., 1938: *Einfluss der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen im Boden.* Zeitschr. angew. Ent., 24, 216-247.

SCHMIDEGG, E., 1938: *Die Enchytraeiden des Hochgebirges des Nordtiroler Kalkalpen.* Naturwiss. — Med. Verein., Innsbruck.

SCHUSTER, R., 1955: *Untersuchungen über die Bodenbiologische Bedeutung der Oribatiden.* Naturwiss., 42, 108-109.

SCHUSTER, R., 1956: *Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden.* Zeitschr. Morphol., Oekol. Tiere, 45, 1-33.

SEKERA, F., 1954: *Beobachtungen über die Humusbeubildung im Boden.* Cité par FRANZ, 1954.

SINGH, B. N., 1942: *Selection of bacterial food by soil flagellates and amoebae.* Ann. Appl. Biol., 29, 18-22.

SOUDEK, S., 1928: *Fauna lesni hrabanky.* Sbornik Vysoke Skoly Zemed. Brno, 1-24.

SPANNAGEL, G., 1954: *Modellversuch mit Regenwürmen zur Frage der Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeitssteigerung.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng u. Bodenk., 64, 217-222.

SPENCER, J. A., 1951: *The role of Acari on the decomposition of forest litter.* Unpubl. spec. subject report of Dept of Forest Library, Univ. of Oxford. Cité par MURPHY, 1953.

SPRINGER, U., 1938: *Der heutige Stand der Humusuntersuchungsmethodik.* Bodenk. u. Pflanzenernähr., 6, 312-377.

STÖCKLI, A., 1928: *Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf die Beschaffenheit des Bodens.* Landwirtschaftl. Jahrb. Schweiz, 42, 1-119.

STÖCKLI, A., 1949: *Der Einfluss des Mikroflora und Fauna auf die Beschaffenheit des Bodens.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng u. Bodenk., 45, 41-53.

STÖCKLI, A., 1950: *Die Ernährung der Pflanze in ihrer Abhängigkeit von der Kleinlebewelt des Bodens.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng u. Bodenk., 48, 264-279.

STÖCKLI, A., 1952: *Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematodengehaltes von Walde, Grünland- und Ackerbaulich genutzten Böden.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng u. Bodenk., 59/2, 97-139.

SWABY, R. J., 1950: *The influence of earthworms on soil aggregation.* Journ. Soil Sci., 1/2, 195-7.

TRACEY, M. V., 1951: *Cellulase and chitinase of earthworms.* Nature, 167, 776.

TRÄGÅRDH, I. et FORSSLUND, K., 1932: *Studier över indsamlingstekniken vid undersökninger över markens djurliv.* Meddel. Statens Skogsförsökanstalt, 27.

TULLGREN, A., 1917: *Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen.* Zeitschr. angew. Ent., 4, 149-150.

UHLEN, G., 1953: *Orienterende forsøk med meitemark.* Forsk. Forsøk. Landbr., 161-183.

ULRICH, A. T., 1933: *Die Makrofauna der Waldstreu. Quantitative Untersuchungen in Beständen mit guter und schlechter Zersetzung des Bestandesabfalles.* Mitt. Forstwirt. Forstwiss., 4, 283.

VAN DER DRIFT, J., 1949: *De bodemfauna in onze bossen.* Ned. Bosb. Tijdschr., 21, 2/3, 31-43; 67-76.

VAN DER DRIFT, J., 1950: *Analysis of the animal community in a beech forest floor.* Wageningen (Ed. Ponsen et Looijen), et: Tijdschr. v.

Entomol., 1951, 94, 1, et : Meded. Inst. Toegep. Biol. Onderz. in Natuur, 9.

VARGA, L., 1933 : *Die Protozoen des Waldbodens,* dans : *Untersuchungen über die Mikrobiologie des Waldbodens,* von D. FEHER, Berlin (Ed. Springer).

VITZTHUM, H., 1923 : *Acarina (mit Ausnahme der Ixodina, Hydracarina und Eriophyina),* dans : *Biol. der Tiere Deutschlands,* von P. SCHULZE, 3, 21, 60-97.

VOLZ, P., 1934 : *Untersuchungen über Mikroschichtung der Fauna von Waldböden.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., 66, 153-210.

VOLZ, P., 1951 : *Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens.* Zool. Jahrb., Abt. Syst. Oekol., 79, 514-566.

VOLZ, P., 1954 : *Ueber die Rolle der Tierwelt in Waldböden besonders beim Abbau der Fallstreu.* Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng u. Bodenk., 64, 230-237.

WAKSMAN, S. A., 1927 : *Die Natur des organischen Erdbodenbestandteils und die Rolle von Mikroorganismen in seiner Bildung und Zersetzung.* Die Naturwiss., 15, 689-696.

WAKSMAN, S. A., 1930 : *Der gegenwärtige Stand der Bodenmikrobiologie und ihre Anwendung auf Bodenfruchtbarkeit und Pflanzenwachstum.* Forstschr. Naturw. Forschung, 10, 1-116.

WAKSMAN, S. A., 1938 : *Humus (Origin, Chemical composition and importance in nature).* Baltimore (Ed. Williams and Wilkins Cy).

WALLERIUS, J. G., 1761 : *Agriculturae fundamenta chemica. De Humo.* Upsala.

WEBER, A. Ph., ZWILLENBERG, L. O. et VAN DER LAAN, P. A., 1952 : *A predacious amoeboid organism destroying larvae of the potato Root Eelworm and other nematodes.* Nature, 169, 834-835.

WEIS-FOGH, T., 1948 : *Ecological investigations on mites and collemboles in the soil.* Natura Jutlandica, I, 139-270.

WILDE, S. A., 1946 : *Forest soils and forest growth.* Waltham, U.S.A. (Ed. Chron. Bot. Cy).

WILSON, B. et STAKER, E., 1932 : *The chemical composition of the muck soils of New York.* Bull. Cornell. Univ. Agric. Exp. Sta., 537, 1-26.

WITTICH, W., 1943 : *Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand.* Forstarchiv, 19, 1-18.

WITTICH, W., 1952 : *Der heutige Stand unseres Wissens von Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde.* Schrift. Forstl. Fak. der Univ. Göttingen, Bd. 4 (Ed. Sauerländer, Frankfurt a/Main).

ZOLCINSKI, J., 1930 : *Nouvelle théorie génétique physico-chimique de la formation de l'humus, de la tourbe et de la houille.* Arch. Landwirtschaft, A, 4, 196.